ADANSONIA

Tome V
fasc. 2
1965



Source : MNHN, Paris

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

ADANSONIA

TRAVAUX PUBLIÉS
AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
SOUS LA DIRECTION DE

H. HUMBERT
Membre de l'Institut
Professeur Honoraire

A. AUBRÉVILLE
Professeur

Nouvelle Série

TOME V

FASCICULE 2

1965

PARIS
LABORATOIRE DE PHANÉROGAMIE
DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
16, rue de Buffon, Paris (5e)

SOMMAIRE

Secrétaire de rédaction
A. LE THOMAS
Assistante

AIMÉ BONPLAND, VOYAGEUR ET BOTANISTE FRANÇAIS (1773-1858)

par J. Leandri

« Qui de nous n'a connu un merveilleux rêve et sa fin en exil ? »

Joseph Conrad,
Almayer's Folly, 1895.

« J'ai connu Bonpland par Humboldt. Plus j'avançais dans l'étude du *Voyage aux régions équinoxiales du Nouveau Continent*, et mieux je comprenais l'importance du rôle qu'y avait joué notre compatriote. »

E.T. Hamy,
Aimé Bonpland, 1908.

Chacun connaît l'illustre Alexandre de Humboldt (1769-1859), le fondateur de la géographie moderne, dont la science « a fait plus de bien à l'Amérique que tous ses conquérants [1] » comme le rappelait le libérateur de l'Amérique latine. Les Français connaissent moins bien, en général, leur compatriote Aimé Bonpland, le compagnon de voyage de Humboldt, et ont oublié tout ce que le grand géographe prussien devait à la culture française, et à ce dévoué collaborateur.

Bonpland a cependant toujours éveillé l'intérêt, aussi bien pour les services qu'il a rendus à la science que par sa vie pleine d'originalité. Nous ne prétendons pas, après tant de biographes de talent qui se sont penchés sur elle et ont parfois publié sur ce sujet des volumes entiers, apporter ici du nouveau. Mais Bonpland, remarquable en tant de choses, était pourtant, je crois, surtout botaniste. Malgré tout ce qu'il a fait dans le domaine de la botanique appliquée, c'est à la Systématique, branche à laquelle est vouée cette Revue, qu'il a rendu le plus de services. C'est lui en effet qui a collecté, préparé et souvent décrit le matériel sur lequel S. Kunth a publié tant de nouveautés d'importance capitale provenant du Nouveau Monde. Il nous semble donc bien justifié d'évoquer ici sa mémoire.

Dans les toutes dernières années du xviiie siècle, Humboldt rencontrait parfois, revenant des excursions du Muséum, un jeune homme aimable porteur d'une boîte d'herboriste, avec qui il échangeait quelques paroles

1. « Desde los primeros años de mi juventud, tuve la honra de cultivar la amistad del señor Bonpland y del señor baron de Humboldt, cuyo saber ha hecho mas bien à la America que todos sus conquistadores » (S. Bolivar, lettre à Francia, Lima, 23 octobre 1823).


Aimé Bonpland

de politesse. « C'était Bonpland, et voilà comment nous fîmes connaissance », a-t-il dit à l'un de ses biographes. Aimé Bonpland et son frère Michel Simon étaient alors étudiants en médecine à Paris et devaient retrouver Humboldt chez Corvisant, le futur médecin de Napoléon, puis dans les serres et dans les herbiers. Alexandre et Aimé s'y découvraient une entière communion de vues. « Ce n'était pas », écrit Humboldt « le désir de l'agitation et de la vie errante; c'était celui de voir de près une nature sauvage, majestueuse et variée dans ses productions, c'était l'espoir de recueillir quelques faits utiles aux sciences, qui appelait sans cesse mes vœux vers ces belles régions situées sous la zone torride ».

La Révolution française avait fait naître même à l'étranger l'espoir d'une meilleure organisation de la société; elle éveillait des sympathies même dans les pays contraints à lutter contre elle par la fidélité à des souverains souvent éclairés et humains, mais tenus par les liens de famille et de position. Beethoven écrivait une Symphonie héroïque en l'honneur de Bonaparte. Humboldt, baron prussien, d'ailleurs de mère française, voulait accompagner l'armée du grand homme de guerre à la découverte de l'Égypte. Comment ces aspirations orientales devaient aboutir à un voyage à l'« extrême occident », l'Amérique, nous le rappellerons bientôt. Mais je voudrais d'abord présenter notre compatriote et confrère, Aimé Bonpland, en rappelant ses origines et sa jeunesse.

Bonpland n'est qu'un surnom, porté seulement par une branche de la famille Goujaud, à laquelle appartenait le grand naturaliste. On admet le plus souvent que ce surnom venait d'un mot de son grand-père, Michel Goujaud-Levasseur. Ce dernier plantait de la vigne lorsqu'on vint lui annoncer la naissance de son second fils Simon-Jacques, le père d'Aimé Bonpland; il s'écria : « Dieu soit loué, voilà un bon plant ». Le surnom de Bon plant devint ensuite Bonpland en un seul mot et avec un d.

Né à La Rochelle le 28 août 1773, notre voyageur avait pour ascendants maternels deux capitaines de navires, dont un Canadien, ce qui peut contribuer à expliquer son goût des voyages lointains. Il était le quatrième de huit enfants et d'une famille de médecins. Au collège de La Rochelle, on constate avec consternation qu'après la sixième son nom ne figure plus au palmarès. « Peut-être, écrit un de ses biographes, ne pouvait-il déjà plus tenir en place. » Néanmoins il part à Paris avec son frère aîné Michel Simon pour faire sa médecine et se préparer à suivre la carrière paternelle. En 1791, à dix-huit ans, il suit les leçons de Corvisart à la clinique de la Charité, celles de P. J. Desault en chirurgie, à l'Hôtel-Dieu, et fait chez ce dernier maître la connaissance de Bichat. C'est peut-être à celui-ci que Bonpland devait sa remarquable connaissance de l'anatomie comparée.

Mais la guerre réclamait bientôt tous les jeunes gens, et il devait partir pour Rochefort, où il conquérait le grade de chirurgien de marine, puis à Toulon et en mer. Il était rendu à ses études en 1795 et les poursuivait jusqu'en 1797, joignant à la médecine les sciences. Il avait retrouvé à Paris son frère aîné et ils partageaient leur temps entre la clinique de

Corvisart, les leçons de Lamarck qui avait abandonné la botanique pour la conchyliologie, mais se laissait encore entraîner à des conversations sur la nomenclature (déjà!) des plantes, celles d'Antoine-Laurent de Jussieu et de Louiche Desfontaines.

Aimé et Michel Simon Bonpland rencontraient chez Corvisart et au Muséum Alexandre de Humboldt, le premier donnant au jeune Prussien des leçons d'anatomie et de botanique, et recevant en échange des lumières sur des sciences plus exactes comme la minéralogie ou la physique.

Le célèbre capitaine Baudin venait d'être chargé par le Directoire d'un voyage autour du monde et Humboldt, qui devait embarquer sur une des trois corvettes, le *Volcan*, demanda qu'on lui donnât pour collaborateur Bonpland « le meilleur élève de Jussieu et de Desfontaines, très robuste, courageux, bon et habile dans l'anatomie comparée ».

Mais l'échec des préliminaires de Rastadt rendait le voyage impossible. Humboldt décidait alors de rejoindre l'armée d'Égypte en accompagnant la caravane qui se rend à la Mecque par le Caire en partant de Tripoli. Emmenant Bonpland, il cherche à s'embarquer à Marseille sur la frégate suédoise *Jèremias*, qui devait conduire à Alger le consul Skjöldebrand. Mais le Dey a interdit la caravane, qui ne doit pas traverser l'Égypte souillée par la présence des chrétiens. Humboldt et Bonpland décident alors de gagner l'Espagne, et d'essayer de passer en Amérique.

Dans les « *Lettres américaines* », Humboldt évoque avec enthousiasme les premières étapes, effectuées presque toujours à pied, de cette équipée qui devait les conduire à Madrid par Montpellier, Sète, Narbonne, Perpignan, la Catalogne, Valence, Murcie et la Manche. Bonpland n'avait pas été moins émerveillé, et cinquante-six ans plus tard, alors que, séparé de son ami par plusieurs milliers de lieues, il lui écrivait de Montevideo, il évoquait encore avec extase leur séjour à Ibague et leur voyage sur la côte de Cullera, entre Barcelone et Valence, le bonheur de vivre à l'ombre du feuillage vert-obscur des orangers, dans l'odeur exquise qu'ils exhalent à leur floraison en août, à portée des fruits délicieux qu'ils donnent presque toute l'année.

Grâce à la protection du baron de Forell, ambassadeur de Saxe, et du secrétaire d'État de Urquijo, les deux voyageurs obtenaient à Madrid l'autorisation de visiter les colonies espagnoles du Nouveau Monde et s'embarquaient à la Corogne le 5 juin 1799, pour Ténériffe et la Tierra firma [1], où ils débarquaient dès le mois suivant. Ils avaient fait, pendant leur séjour en Espagne la connaissance des grands botanistes espagnols Cavanilles et Pavon.

Le voyage de Humboldt et de Bonpland devait durer plus de cinq ans et ses résultats devaient apprendre davantage sur une immense partie du Nouveau Monde qu'on n'en avait appris depuis sa découverte.

1. Cette appellation désignait les rivages méridionaux de la mer des Antilles (Venezuela et Colombie).

Il devait apporter à HUMBOLDT la gloire que méritaient son ordre, sa méthode, sa persévérance, son esprit de suite. Mais ces qualités manquaient à notre compatriote qui entreprenait beaucoup de choses et les achevait rarement. Peut-être perdait-il de vue le fil de ses projets au cours des longues et fastidieuses préparations de spécimens dont il avait accepté de se charger, ne laissant à son compagnon que les tâches de dessin dans lesquelles ce dernier excellait.

« Mon compagnon de voyage » écrit HUMBOLDT à FOURCROY [1] « me devient de plus en plus précieux; il joint des connaissances très solides en botanique et en anatomie comparée à un zèle infatigable. J'espère un jour rendre en lui à sa patrie un savant qui sera digne de fixer l'attention publique ».

L'exploration du Venezuela, de l'Orénoque et du Rio Négro, qui relie paradoxalement le grand fleuve du Nord à l'Amazone, n'a pas été sans entamer les forces de notre courageux compatriote. Le 17 octobre 1800 il est gravement malade : HUMBOLDT écrit à son frère Charles-Guillaume, le grand philologue et homme d'État : « Je vis qu'il ne se rétablirait pas dans la ville (San Thomas de la Nueva Guyana); je l'emmenai à quatre milles de l'Orénoque dans une vallée assez fraîche; en peu de jours, sa santé était rétablie. Jamais je n'aurais retrouvé un ami aussi fidèle, actif et courageux. Il a fait preuve d'une résignation et d'un courage étonnants, parmi les Indiens et dans les déserts pleins de crocodiles [2], de serpents et de tigres [3]. Dans un orage, le 6 août 1800, au milieu de l'Orénoque, notre pirogue aux deux tiers remplie d'eau, nos Indiens se jetaient à l'eau pour atteindre la rive à la nage; mon généreux ami me pria de suivre leur exemple... La rive était à plus d'un demi-mille et une quantité de crocodiles se voyaient dépassant à demi au-dessus de l'eau... Sur les bords, les forêts si épaisses, enlacées de tant de lianes qu'il était tout à fait impossible d'y pénétrer. C'est alors qu'un coup de vent gonfla notre voile et nous sauva. »

Au début de 1801, l'expédition envoyait en Europe deux herbiers de 1600 espèces, dont plus de 1200 rares ou nouvelles. Les identifications provisoires étaient dues à BONPLAND. « BONPLAND et moi, écrit HUMBOLDT à WILLDENOW, croyons avoir fait des diagnoses exactes, nous n'osons cependant fixer le nombre des espèces nouvelles; nous avons beaucoup de palmiers et d'herbes, des mélastomées, des *Piper*, des *Malpighia*, le *Cortex angosturae*... »

Cartagena de Colombie, Santa Fe de Bogota, Quito, Lima, étapes du prodigieux voyage, l'ascension dans l'Équateur du Pichincha, du Chimborazo, l'étude de leurs étages de végétation, la carte du haut Amazone (Marañon), la découverte de nouveaux quinquinas, ont vu

1. Ce grand chimiste a joué sous la Révolution et l'Empire un rôle important dans l'organisation de l'enseignement en France (1755-1809).
2. Les crocodiliens d'Amérique sont presque tous des Alligators.
3. Le Jaguar noir était appelé abusivement tigre de l'Orénoque à cause de sa taille.

HUMBOLDT et BONPLAND toujours fidèlement unis, l'un soignant l'autre, travaillant courageusement pour mener à bien leur grande entreprise.

A la fin de 1802, HUMBOLDT écrit de Lima à DELAMBRE[1] qu'il a 3 734 descriptions latines dont les deux tiers dues à BONPLAND.

Les deux compagnons repartent bientôt pour la Nouvelle-Espagne (le Mexique actuel) par Guyaquil, Acapulco, accroissant encore leurs récoltes (plus de 4 200 espèces en avril 1803).

Dès 1800, CAVANILLES avait dédié à BONPLAND un genre nouveau voisin des *Phlox (Bonplandia)* et CERVANTES en présentait trois ans plus tard des spécimens à Bonpland qui visitait le jardin botanique de Mexico.

Les voyageurs se rendaient enfin à Cuba, puis aux États-Unis, où ils étaient reçus avec honneur par le Président Thomas JEFFERSON et rentraient en Europe le 3 août 1804. Ils avaient parcouru 9 000 milles et rapportaient 35 caisses de collections, ayant préparé 60 000 échantillons botaniques.

Le 18 décembre une collection de 6 200 échantillons est offerte au Muséum par les deux voyageurs. « Si quelque chose, écrit HUMBOLDT aux professeurs du Muséum, pouvait ajouter à la reconnaissance que je dois à un pays dans lequel on m'a honoré d'un intérêt aussi général que peu mérité » (il venait d'être nommé membre correspondant de l'Académie des Sciences), « ce sera la bienveillance avec laquelle vous voudrez bien, Messieurs, recommander mon ami. » La commission, composée de JUSSIEU, LAMARCK et DESFONTAINES le propose alors au Ministre de l'Intérieur pour une pension de 3 à 6 000 francs.

Cette « petite fortune » jointe au produit de la publication du voyage auquel HUMBOLDT l'avait intéressé, parut d'abord à BONPLAND devoir lui « ôter tout désir de retourner en Amérique ».

Il voyageait à Berlin, publiait les premières livraisons de ses *Plantes équinoxiales*, était nommé, à la mort de VENTENAT, botaniste de l'Impératrice JOSÉPHINE, publiait la *Description des plantes rares cultivées à Malmaison et à Navarre*, accomplissait diverses missions en province et était nommé examinateur d'admission pour les sciences naturelles à l'École polytechnique.

Les mauvaises langues disaient que BONPLAND était bien pour quelque chose dans les dépenses parfois excessives que la souveraine faisait dans son domaine, et qu'il lui avait fait acheter 3 000 francs (soit environ 20 000 de nos francs 1963) un oignon d'une espèce rare.

Au milieu de ces occupations, notre voyageur avait perdu de vue la rédaction des volumes où il devait présenter les résultats scientifiques de son grand voyage. Cela ne faisait pas l'affaire de HUMBOLDT, qui ne voulait pas laisser enfouis les résultats de cinq longues années de travaux et de souffrances. Il reprochait à son ancien compagnon d'avoir mis huit mois à terminer une tâche qui aurait demandé normalement une quinzaine. Déjà WILLDENOW et KUNTH commençaient l'étude de certains

1. Astronome qui a mesuré avec MÉCHAIN l'arc de méridien destiné à l'établissement du système métrique (1749-1822).

matériaux botaniques du voyage pour suppléer à la répugnance de BONPLAND à mettre sur le papier un classement dont il s'était pourtant parfaitement tiré dans la pratique.

Un autre motif rendait BONPLAND paresseux. Il s'était épris d'une jeune femme, Mme BOYER, que l'Impératrice avait connue enfant autrefois, et dont les malheurs (elle cherchait à divorcer) avaient ému le naïf botaniste, qui devait l'épouser et servir de père à sa fille.

C'est sans doute sa jeune femme, mal accueillie par la famille de BONPLAND, qui devait le pousser à s'expatrier de nouveau pour commencer une nouvelle vie en Amérique.

En effet, la mort de JOSÉPHINE avait fait de BONPLAND un chômeur. L'impératrice, répudiée en 1810, avait reçu en apanage le splendide domaine de Navarre, où BONPLAND avait pu développer une incomparable collection de plantes vivantes. Le 29 mai 1814, JOSÉPHINE n'est plus. BONPLAND a fait de son mieux pour préserver le domaine sous l'occupation. Mais il veut partir. BOLIVAR qu'il a connu à Paris de façon intime lui a proposé de s'établir à Caracas; mais il est maintenant engagé à fond dans la terrible guerre d'Indépendance. Bernardino RIVADAVIA, qui sera plus tard le chef des « Unitaires » et le Président de la République Argentine, cherche à recruter en Europe une élite intellectuelle pour son pays; après plusieurs voyages d'études en Angleterre, où il se perfectionne dans la botanique appliquée, BONPLAND s'embarque pour l'Argentine.

Depuis 1812, le jeune et laborieux Karl Sigismund KUNTH a repris l'œuvre de BONPLAND sur les collections du grand voyage; et il doit réussir en quelques années à la conduire à son terme. Par mégarde, BONPLAND a emporté, mêlés à ses énormes bagages, les herbiers du voyage avec HUMBOLDT. KUNTH accourt au Havre pour les rechercher, mais il est trop tard, et ils feront le voyage d'Amérique aller et retour.

Le 28 novembre 1816, le *Saint Victor* appareille pour La Plata avec 10 passagers dont BONPLAND et sa femme, la petite Emma, fille de cette dernière, et deux collaborateurs; plus de nombreuses graines et 2 000 plantes vivantes. Après 70 jours de navigation, Buenos Aires est atteint le 29 janvier. BONPLAND est obligé d'exercer la médecine, pour vivre et faire vivre les siens en attendant l'établissement d'un jardin botanique. En 1818, le Congrès argentin nomme BONPLAND professeur d'Histoire naturelle, mais oublie de lui attribuer un traitement et un local pour enseigner. L'Académie des Sciences de Paris, venait de l'élire Correspondant, mais ces honneurs ne pouvaient donner à Mme BONPLAND l'aisance dont elle avait besoin, et pour cacher leur désaccord et donner le change à la société de Buenos Aires, le grand voyageur part « fonder des établissements » dans l'intérieur, sur le Parana, où il comptait cultiver une plante à tannin, le *Curupay*, l'indigo, et renouveler l'exploitation de l'herbe à maté. C'est à Santa Ana, ancienne mission regardée comme possession de Corrientes par les Argentins, qu'il obtient la permission de s'installer.

Mais les Paraguayens et leur dictateur FRANCIA n'étaient pas

d'accord, et l'établissement de Bonpland, déjà florissant, était bientôt détruit, les habitants en partie massacrés, le maître blessé et emmené en captivité.

Il devait rester ainsi plusieurs années au Paraguay, où le dictateur l'avait autorisé à fonder, pour vivre, un nouvel établissement au Cerrito de Santa Maria de Fé et à exercer la médecine; et il soignait sans rancune et souvent sans honoraires ceux qui le retenaient en exil après l'avoir dépouillé.

Pendant neuf ans, les Argentins, Bolivar, l'Institut, le Muséum, les agents britanniques essaient d'obtenir la libération de Bonpland. L'entreprenant et courageux Grandsire, commerçant de Calais, échoue à son tour et disparaît en Guyane au bord de la rivière Yari qu'il était allé explorer en attendant de nouvelles instructions de Paris.

Enfin, le 12 mai 1829, Francia se décide à faire expulser Bonpland non sans lui infliger de nouvelles vexations.

Le grand voyageur ne devait pas rentrer en France. Il fondait de nouveaux établissements, reparaissait parfois à Buenos Aires pour envoyer en Europe de nouvelles collections, botaniques, zoologiques et paléontologiques.

Il se jette alors dans la politique intérieure argentine, sans doute par indignation contre le parti des « gauchos » qui avaient détruit son second établissement de Santa Ana, après leur victoire de Pago Largo le 31 mars 1839. Il soutient les « libertadores » Lavalle et Paz dans leur lutte contre le dictateur Ortiz de Rosas, passe en Uruguay, au Brésil. A soixante-neuf ans, il a fondé une nouvelle famille. Il a épousé une Indienne dont il a eu trois enfants, Carmen (1843); Amadito[1] (1845) (l'année marquée par le franchissement du chenal d'Obligado par des navires anglo-français, sous le feu des batteries lourdes du dictateur tirant à moins de trois cents mètres); Anastasio (1847). Rosas est enfin vaincu en 1852 grâce à l'aide des Paraguayens et des Brésiliens. Bonpland est devenu tout à fait américain, mais il pense encore à rentrer en France pour publier les résultats de ses recherches et revoir sa famille de La Rochelle. A quatre-vingt-un ans, il montait encore parfaitement à cheval, mais sa vigueur intellectuelle avait baissé. Il pouvait encore cependant aider sa patrie d'origine par un envoi important de graines destinées à être essayées en Algérie pour améliorer l'agriculture; il présidait en 1855 le banquet des Français de Montevidéo à l'occasion de la prise de Sébastopol. Il avait accepté d'organiser le musée « provincial » de l'État de Corrientes.

L'année précédant sa mort, il pouvait enfin visiter librement le Paraguay, où le président Lopez avait remplacé le cruel Francia et y faire des récoltes intéressantes, comprenant tant de nouveautés qu'il projette d'y réaliser un nouveau voyage.

C'est à la veille de sa mort que Bonpland reçoit le plus d'hommages et de témoignages d'estime, d'Amérique, de France mais surtout d'Alle-

1. Diminutif du prénom de Bonpland, Aimé.

magne. Le 1er janvier 1853, les frères SEEMANN fondent à Hanovre la Revue *Bonplandia*, consacrée à la botanique, et qui devait devenir quelque temps après l'organe officiel de l'Académie Léopold-et-Charles [1]. Le 10 janvier 1854, le roi de Prusse conférait à BONPLAND l'Aigle rouge. Le 17 octobre 1854, l'Université de Greifswald, à l'occasion de son 400e anniversaire, le nommait maître ès-arts et docteur *honoris causa*. Le 1er janvier 1857, il était élu membre de l'Académie Léopold-et-Charles avec, selon l'usage de l'Académie, le surnom de DESFONTAINES, qui avait été le maître de ses débuts.

Au début de 1858, BONPLAND était gravement malade au Rancho Santa Ana et le bruit de sa mort circulait avec persistance. Le 3 avril, le voyageur AVÉ-LALLEMENT [2] qui voulait donner à HUMBOLDT des nouvelles de son vieil ami, quittait San Borja en compagnie de l'abbé GAY, un prêtre français, pour tenter de le joindre. A Ytaqui, il prenait un chaland qui le transportait à Uruguayana. A Restauracion, sur l'autre rive, il trouve un *peon* qui le conduit à cheval à travers la pampa. Après six heures de route muette, le guide s'écrie, indiquant le sud : « C'est là qu'habite Don Amado ». Un jardin plein d'arbres et deux huttes champêtres étaient le refuge où BONPLAND achevait sa longue vie. Ayant battu des mains, le voyageur vit venir une jeune métisse qui lui demanda timidement en espagnol ce qu'il voulait; il lui remit sa lettre. AVÉ-LALLEMENT est alors introduit dans une des deux huttes, qui servait de chambre d'amis et de salon, et prenait son jour de l'ouverture de la porte et de nombreuses fentes dans les murs. Une planche posée sur deux tonneaux, un banc, deux chaises, deux lits nus, en formaient le mobilier, complété par des peaux de bétail, de vieilles selles, des oignons, et divers objets indistincts. Les deux autres enfants tardifs de BONPLAND, des garçonnets, se laissent voir à leur tour. Après quelques instants, BONPLAND paraît. « Son corps amaigri n'était couvert que d'une chemise et d'un pantalon de coton blanc, les pieds nus dans des sabots... il me tendit sa main brûlante de fièvre... Cette scène éveilla en moi une indicible mélancolie... Pour couper la viande grillée qui me fut offerte, je dus me servir de mon couteau de chasse... Devenu bavard, BONPLAND mêlait dans ses propos, objets, personnes et temps, et la Seine, le Paraña, l'Orénoque y coulaient côte à côte ». Prié de donner un mot écrit en souvenir, il a de la peine à écrire son nom, peut-être pour la dernière fois...

Dans la nuit, le *peon* à qui AVÉ-LALLEMENT avait eu l'imprudence de payer ses gages d'avance, s'était enfui avec les chevaux. C'est donc sur le cheval de BONPLAND, toujours bienveillant et généreux même dans la main de la Mort, que le voyageur dut prendre congé de son hôte.

Ce dernier devait mourir vingt-trois jours plus tard, le 11 mai 1858. Le gouverneur PUJOL avait fait embaumer le corps en vue de son transport à Corrientes pour des funérailles nationales. Un gaucho ivre étant

1. Voir *Adansonia*, **3**, 1 : 6 (1963).
2. Le Dr. AVE -LALLEMENT, de Lübeck (1812-1884) a effectué des voyages importants au Brésil.

entré dans la pièce sombre salua le corps dressé et, ne recevant pas de réponse, se jugea insulté et lacéra le cadavre à coups de poignard, le rendant intransportable. Le grand naturaliste dut être inhumé à Paso de los Libres.

Le 30 octobre, les professeurs du Muséum demandaient au Ministre de faire réclamer les collections de BONPLAND que le voyageur avait toujours déclaré destiner à notre Établissement. La famille PERRICHON, amie de BONPLAND, avait recueilli beaucoup de manuscrits et de documents du grand naturaliste et les remettait au Consul de France à Asuncion, M. DE BROSSARD. HUMBOLDT, qui devait suivre d'assez près son ami dans la tombe (1859), n'eut pas le bonheur d'assister au retour en Europe de ces reliques.

⁂

D'autres documents, laissés par BONPLAND dans sa famille américaine, ont été remis à l'Université de Buenos Aires, qui les a soigneusement publiés. Quant aux dernières collections du grand naturaliste il semble n'en être rien resté.

La valeur scientifique de BONPLAND est diversement jugée. « Strictly technical » pour les Américains, il a été trop modeste; il a laissé à d'autres le soin — et la gloire — de nommer des plantes qu'il avait parfaitement classées et décrites; l'importance de ses récoltes peut se mesurer au nombre des espèces *conservées* : une dizaine de milliers peut-être.

Son activité comme collecteur de drogues médicinales et expérimentateur de plantes industrielles ne doit pas non plus être laissée dans l'ombre. Indigos, tanins, caoutchoucs, maté, ont retenu toute son attention.

Son rôle auprès de HUMBOLDT a été aussi méritoire et il a fourni à son illustre ami des données précises qui forment la base solide des exposés du grand géographe sur la distribution des plantes.

Pour reprendre le mot d'un biographe, « chez HUMBOLDT, savant mondain et philosophe, les voyages ont été un moyen; pour BONPLAND ils ont été la fin ».

⁂

Les fiches de collecteurs de l'Herbier du Muséum portent les mentions suivantes au sujet de BONPLAND [1] :

A. BONPLAND, correspondant du Muséum (1798) :

Herbier général :	décembre 1833	Herbier des Missions : 880 parts données.

1. Nous remercions vivement M. WILLMANN, Technicien honoraire, du soin avec lequel il a établi le fichier des collecteurs ayant fait des dons à l'herbier du Muséum.

Herbier historique Humboldt et Bonpland :	1800-1801	Cuba.
	1803-1804	Mexique.
		Amérique centrale. Collection originale à Paris.
	1799-1804	Amérique du Sud.
	1799-1800	Venezuela.
	1801	Colombie.
	1802	Équateur.
	?	Pérou.

Un certain nombre des envois de Bonpland ont donc dû se perdre ou avoir été enregistrés sous le nom d'un dépositaire.

L'herbier historique de Humboldt et Bonpland est actuellement conservé à l'entrée du 3e étage de la nouvelle galerie de Botanique. Il occupe 33 cases et a été rangé dans l'ordre de l'*Index* de Durand. Les paquets sont d'épaisseur moyenne et comprennent en général 100 à 125 spécimens. Les spécimens portent leur nom d'espèce de l'écriture de Kunth.

Nous sommes bien loin des immenses collections formées par les voyageurs et nous devons nous rappeler à ce sujet certaines plaintes sur les difficultés de préserver les collections en Amérique et à bord des voiliers. La lettre de Humboldt au sujet des difficultés du voyage, que nous avons rappelée, explique le petit format des spécimens, leur faible volume, leur préparation souvent défectueuse. Il n'est pas impossible non plus qu'une partie de la collection ait été perdue au second départ de Bonpland pour l'Amérique en 1816, ou gardée par Kunth pour des établissements scientifiques étrangers.

Rappelons que l'*Index Herbariorum* (Part II : collectors) de MM. Lanjouw et Stafleu mentionne des collections de Bonpland à Berlin[1], Londres *(Linnean Society)*, Cambridge, Chicago, Leyde, Vienne (Orchidées), Kiel, Halle, Genève, Florence, La Rochelle, New-York, Medellin. L'herbier Jussieu renferme aussi des échantillons de Humboldt et Bonpland, en particulier des Ptéridophytes et d'autres Cryptogames. L'herbier du laboratoire de Cryptogamie du Muséum renferme aussi des Algues; les Bryophytes sont à Kiel.

1. C'est là que se trouvent, dans l'herbier Willdenow, les spécimens gardés par Kunth pour sa collection personnelle.

PRINCIPES D'UNE SYSTÉMATIQUE DES FORMATIONS VÉGÉTALES TROPICALES.

par
A. Aubréville

Les formations végétales ou types de végétation sont des réalités de la Nature qui en Europe et dans les zones tempérées en général n'ont jamais imposé l'étude de systèmes de classification et de nomenclature. Tout naturellement, dans toutes les langues on a nommé la forêt, la prairie, la lande, la steppe, ou des formes plus locales comme le maquis, la garrigue, sans qu'il y eut matière à discussions sur l'emploi de ces noms ou sur une systèmatique de ces types de végétation. De plus pour nommer les différentes sortes de forêts, sans aucune contestation, spontanément on parle de forêts de chênes, de pins, d'épicéas, de hêtres, etc..., parce qu'il est évident à quiconque qu'elles sont bien définies par le nom de l'espèce dominante constituante.

Dans les régions tropicales tous les naturalistes, géographes, botanistes, voyageurs en présence de formations végétales différentes de celles qu'ils avaient l'habitude de voir en Europe ont naturellement fait des rapprochements avec des formes tempérées, c'est ainsi qu'ils ont cru pouvoir parler de steppes, de maquis, de prairies, ou qu'ils ont adopté des termes indigènes comme savane, ou encore créé une terminologie nouvelle comme forêt tropophile, ombrophile, forêt de mousson, forêt sclérophylle, forêt-parc, etc... D'autres se sont parfois contentés de noms vagues mais d'usage courant comme bush, brousse, scrub, taillis, etc... A mesure que la connaissance des pays tropicaux s'étendait et conséquemment une littérature descriptive, la nomenclature des paysages végétaux a proliféré, chaque auteur ayant sa propre terminologie, à tel point que s'il désirait se faire comprendre il devait ajouter un glossaire des mots employés où il précisait le sens qu'il attribuait à chacun d'eux. Dans toutes les langues la confusion était grande et le demeure toujours. On voit en effet dans les pays tropicaux des types de végétation qui ne sont pas tout à fait les mêmes que ceux des pays tempérés; la forêt tropicale humide ne peut se comparer à aucune de nos forêts de France, la savane boisée est exclusivement tropicale, de même les galeries forestières, etc... Comment aussi distinguer entre elles les forêts denses humides du Congo, de l'Amazonie, de la Malaisie, forêts physionomiquement semblables, mais très hétérogènes où généralement aucune espèce ne caractérise à première vue à elle seule la formation?

Par ailleurs le découpage si net des pays tempérés de vieille civili-

sation, en cultures, prairies et forêts, où la moindre parcelle de sol est bornée, cadastrée, avec des limites très apparentes, ce découpage n'existe généralement plus en pays tropical. Entre la forêt primaire et les cultures temporaires installées en forêt il y a de multiples faciès intermédiaires, de vieille forêt secondaire, de brousse secondaire jeune ou récente, forestière ou mélangée de savane, qui sont considérés par les habitants comme des jachères forestières. L'homme comme la nature ont contribué à diversifier les paysages végétaux.

Le besoin d'homogénéiser les terminologies, d'en créer aussi de nouvelles pour certains cas est reconnu par tous les naturalistes qui d'ailleurs ne se font pas faute d'en proposer et sont le plus souvent prêts ainsi à accroître toujours la confusion. Cependant chaque fois qu'ils se rassemblent dans des Congrès ils ne manquent jamais d'insister sur cette nécessité de fixer des définitions et une nomenclature. Cela s'impose avec plus d'évidence encore en matière de cartographie de la végétation tropicale. Comme dans la littérature on recourt à des notes explicatives annexes, donnant le sens qu'il convient de donner aux noms qui se rapportent aux différentes sortes de types de végétation cartographiés. Sans ces notes la carte demeure incompréhensible. Mais d'une carte à une autre, les légendes changent. Pour comparer ces cartes, il faut interpréter : la steppe ici est là la savane! Qu'est-ce qu'un scrub, un bush?

Les congrès internationaux de Botanique, d'Amsterdam en 1935, de Stockholm en 1950, de Paris en 1954, ont insisté sur la nécessité de codifier le vocabulaire des formations végétales. Des recommandations dans ce sens continuent à être présentées à toutes les réunions internationales de botanistes et de forestiers. Je citerai pour y avoir assisté, la Conférence forestière interafricaine de Pointe-Noire en 1958, la Conférence interafricaine de Ndola en 1959 sur les forêts claires, le Colloque U.N.E.S.C.O. organisé à Adiopodoumé en 1959 sur les sols et la végétation, récemment encore le Colloque U.N.E.S.C.O. de Caracas en 1964 sur les lisières forêt/savane. Le besoin d'une codification à l'échelle internationale apparaît à tous, d'où des appels aux grandes Institutions internationales qui seules peuvent provoquer les rencontres indispensables entre spécialistes.

L'une d'elles — la seule jusqu'à présent — a pris une initiative répondant à ces vœux. Le Conseil scientifique africain (C.S.A.) a convoqué à Yangambi (Congo Belge) en 1956 une réunion de phytogéographes spécialistes de l'Afrique, qui avait tout particulièrement comme objectif d'établir une terminologie commune à tous les phytogéographes africains. Elle comprenait des représentants qualifiés des gouvernements adhérents à la Commission de Coopération technique en Afrique au sud du Sahara (C.C.T.A.), émanation du C.S.A. : Belgique, Fédération Rhodésie-Nyasaland, France, Portugal, Royaume-Uni, Union de l'Afrique du Sud. Des experts représentaient en outre, l'Italie, la F.A.O. et l'U.N.E.S.C.O. L'objectif fut atteint. Après de longues discussions, l'accord fut réalisé sur une nomenclature à recommander à tous les phytogéographes de l'Afrique. Elle fut établie en deux langues, anglais et français. Les princi-

paux types de végétation de l'Afrique étaient définis sommairement, nommés et classés. Des exemples de descriptions publiées avec leurs références étaient cités pour chaque type et des croquis succincts des profils des différents types étaient joints [1].

Cette nomenclature dite de Yangambi fut largement diffusée, par le C.S.A. (publication n° 22); en France par MM. J. L. TROCHAIN [2], et par moi-même [3]; en Afrique occidentale par M. Ph. D. BOUGHEY [4]. Elle fut adoptée largement dans la Carte de Végétation de l'Afrique au sud du Sahara, publiée en 1959 par l'A.E.F.A.T. [5] avec l'aide financière de l'U.N.E.S.C.O.

L'expérience faite de cette terminologie depuis 1957 permet de dire aujourd'hui qu'elle répondait bien aux besoins des phytogéographes de l'Afrique. Non seulement elle est valable pour l'Afrique mais avec quelques modifications et additions elle serait applicable à tous les pays tropicaux du monde. Elle est utilisée pour la cartographie de la végétation de l'Inde entreprise par l'Institut français de Pondichéry, sous la direction de M. GAUSSEN. LEGRIS l'a employée sans la moindre difficulté dans sa thèse sur l'écologie de la végétation de l'Inde [6]. De même VIART dans sa thèse sur l'Inde [7]. Moi aussi j'ai établi pour le Brésil et le Mexique la correspondance entre la terminologie de Yangambi et les vocabulaires locaux [8]. Je suis maintenant persuadé que sur la base du document de Yangambi il serait possible d'établir une terminologie universelle, en plusieurs langues. Mais l'assentiment des phytogéographes les plus qualifiés des principaux pays tropicaux serait au préalable indispensable. La confrontation des opinions serait sans doute ardente, car des habitudes ont été prises par chacun en cette matière de nomenclature, mais le bon sens et l'intérêt d'un accord devraient l'emporter. La phytogéographie comme toute science a besoin d'un vocabulaire universel, et les phytogéographes doivent se souvenir de la tour de Babel.

Le projet de Yangambi n'a cependant pas mis un point final à la discussion. Il constituait un cadre très général, comprenant la définition des grandes formations végétales. Mais des subdivisions demeuraient possibles, à des échelles régionales, car l'Afrique est si grande que certains types de végétation pouvaient avoir échappé aux phytogéographes

1. Dus au forestier botaniste du Congo Belge DEVRED.

2. Accord interafricain sur la définition des types de végétation de l'Afrique tropicale. Bull. Inst. Et. Centrafr. **13-14** : 55-93 (1957).

3. Accord à Yangambi sur la nomenclature des types africains de végétation. Bois, For. Trop. **51** : 23-27 (1957).

4. The Physionomic Delimitation of West African Vegetation Types. Journ. West. Afr. Sc. Ass. **3**, 2 : 148-165 (1957).

5. A. E. F. A. T. Association pour l'étude taxonomique de la Flore d'Afrique tropicale.

6. LEGRIS P., Végétation de l'Inde, Écologie et Flore (1963).

7. VIART M., Contribution à l'étude de l'action de l'homme sur la végétation dans le sud de l'Inde (1963).

8. AUBRÉVILLE A., Étude écologique des principales formations végétales du Brésil (1961).

présents à Yangambi. Et en effet des lacunes restent à combler, par exemple : 1° entre la forêt dense tropicale humide ou sèche et le fourré il n'y a pas d'intermédiaire prévu. Or les formations forestières fermées basses mais d'une hauteur supérieure à celle du fourré, nécessitent un nom spécial. J'ai employé celui de *forêt basse* pour des forêts tropicales à un seul étage d'une hauteur d'une quinzaine de mètres. 2° Pour les formations ligneuses denses, il n'est prévu que le fourré; il manque l'équivalent de la *lande* pour désigner des formations fermées composées de sous-arbrisseaux et de plantes herbacées.

Enfin il faudrait compléter la nomenclature des formations végétales par un accord sur la nomenclature des formes biologiques; que tout le monde s'entende sur les définitions : par exemple celles d'arbuste, arbrisseau, sous-arbrisseau, arbrisseau sarmenteux; de plusieurs catégories de hauteur chez les arbres; de sous-bois, etc..., et que chacun s'y tienne dans la pratique.

On a cependant beaucoup écrit sur ces définitions des formations végétales tropicales, comme le montrera la bibliographie citée en annexe, mais sans doute ou trop ou pas encore assez car à chaque réunion de phytogéographes on en discute encore, et certains mots ne sont pas encore toujours employés à bon escient, par exemple : forêt claire, woodland, forêt-parc. J'ai moi-même été en 1956 l'auteur d'un rapport intitulé « Essai de classification et de nomenclature des formations forestières africaines avec extension du système proposé à toutes les formations forestières du monde tropical ». J'avais été chargé de cette étude par un vœu de la Conférence forestière interafricaine d'Abidjan en 1952. Il a servi de base de discussion à la Conférence de Yangambi de 1957. Mais il est demeuré inédit. Mon propos est de le reprendre ici, en tenant compte de tout ce qui, publié sur ce sujet, depuis 1957 est parvenu à ma connaissance. Ce sera ma contribution à la future Conférence intercontinentale que nous souhaitons, et d'une façon plus immédiate à la diffusion et la fixation souhaitables d'une terminologie encore trop mal connue. Les schémas dus au talent de N. Hallé, assistant au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum, rendront l'accomplissement de ce dessein plus facile.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES PRÉLIMINAIRES. PRINCIPES ET MÉTHODES

Les définitions des formations végétales, leur classification et leur nomenclature peuvent être envisagées d'après quatre ordres de considérations : physionomiques, écologiques, floristiques, évolutives (syngénétiques). Tout le monde est généralement d'accord pour que le fondement d'une classification soit principalement physionomique. Décrire et classer les types de végétation tels qu'on les voit s'impose naturellement en priorité. Les formations nous apparaissent immédiatement différentes, il s'agit d'analyser nos impressions, et de faire ressortir les éléments du paysage végétal qui caractérisent et différencient. Une classification établie sur

la physionomie est utilisable par tous les observateurs de toutes disciplines. Elle doit leur permettre de reconnaître dans la nature tout type de végétation et de lui donner son nom. Il n'en serait pas de même pour une classification fondée sur les autres principes.

Des botanistes très spécialisés seuls pourraient utiliser une classification floristique. Des classifications syngénétiques ou écologiques ne peuvent avoir qu'un caractère moins universel, mais elles permettent par essence même de mieux connaître les types de végétation.

Mais est-il possible de recourir aux seuls éléments physionomiques? Pour établir le cadre général d'une classification, certainement oui, mais lorsqu'il faut subdiviser cela est douteux, aussi je suis persuadé qu'à un certain degré de l'investigation il est préférable, sinon nécessaire de recourir à la floristique et à l'écologie.

Le système de Yangambi a une base physionomique, mais il ne concerne que les grands types africains de végétation. Les grandes catégories ont d'ailleurs une nomenclature écologique et non physionomique : « Formations forestières *climatiques*, Forêts de *basse et moyenne altitude*, Forêt dense *humide*, Forêt dense *sèche*, etc... » Il est évident que certaines formations se caractérisent immédiatement par leur situation topographique donc écologique : forêts de haute montagne s'opposant à forêts de bas et moyen pays, galeries forestières, forêts ripicoles, forêts périodiquement inondées, etc... Faire abstraction de leur position écologique serait absurde. En réalité on ne peut éviter de lier la physionomie à l'écologie, puisque la première est sous la dépendance causale de la seconde. C'est parce que règnent dans une région certaines conditions de climat et de sol que celle-ci est couverte d'une forêt dense humide, d'une savane ou d'une steppe. La formation est l'effet du milieu, cela est bien admis aujourd'hui. Il doit être possible donc d'établir parallèlement une classification physionomique et une classification écologique. Si cela n'est pas encore fait sur un plan universel, c'est que beaucoup de données mésologiques manquent encore dans les pays tropicaux. Cependant ces investigations sont largement avancées. Nous connaissons les conditions écologiques qui commandent la présence d'une forêt dense humide tropicale dans tous les continents, ou d'une savane boisée, ou de steppes, etc... Lorsque ces investigations seront complètes au double point de vue territorial et de la finesse de l'analyse climatologique et édaphique, le tableau mettant en parallèle les définitions physionomiques et celles écologiques des formations végétales tropicales pourra être établi.

Les investigations d'ordre évolutif sont également indispensables pour comprendre la présence de certains types. La classification physionomique de Yangambi fait état de la « Forêt secondaire » avec ces faciès évolutifs : « recru, forêt remaniée » ou agrologique « jachère forestière ». Cela était inévitable. L'occupation humaine dans les pays tropicaux se manifeste depuis des temps immémoriaux par des défrichements et des superficies incendiées considérables, qui ont transformé les formes de la végétation et ont fait disparaître souvent complètement ou presque les formations primitives. De sorte que nous voyons aujourd'hui certains

types de végétation qui apparemment sont stables, mais qui en réalité sont des types évolutifs de régression ou de progression biologique. Les équilibres milieu-végétation que nous observons aujourd'hui ne sont que des pseudo-équilibres, des équilibres « instantanés », instables. Des phytogéographes ont mis en évidence la notion de séries, c'est-à-dire la succession de plusieurs types évolutifs descendant d'un même type primitif climatique. La conception a un intérêt scientifique certain mais, au moins quant aux pays tropicaux où ces aspects dynamiques de la végétation sont mal connus, elle a encore un caractère conjectural et controversial qui doit inspirer la prudence. Par exemple j'ai défendu la thèse, à l'aide d'arguments d'ordre floristiques, biologiques et expérimentaux que la plupart des savanes boisées africaines — et d'autres — sont le résultat dû à l'action séculaire des défrichements et des feux de brousse d'une dégradation d'anciennes forêts denses sèches aujourd'hui presque complètement disparues. Cette conception n'est pas encore toujours admise par certains phytogéographes qui continuent à penser que ces savanes boisées sont des formations climaciques seulement un peu modifiées par les feux et les défrichements. Les notions de climax, avec ces auxiliaires : pseudo-climax, para-climax, post-climax, pro-climax, plésio-climax, etc... correspondent à des stades réels dans l'évolution de la végétation, ce sont aussi des expressions commodes de la pensée, mais leur application dans les pays tropicaux a encore un caractère hypothétique qui ne doit pas être sous-estimé.

Retenons après ces préliminaires qu'une classification sera donc essentiellement physionomique, mais reconnaissons aussi qu'elle gagnera à être complétée et explicitée par des considérations écologiques et syngénétiques.

Elle deviendra nécessairement aussi floristique quand les éléments physionomiques viendront à être insuffisants. Une même formation peut être constituée en effet de multiples communautés floristiques qu'il est parfois convenu d'appeler « associations » floristiques. C'est l'évidence même. Comment allons-nous distinguer entre elles et nommer de multiples types de savanes boisées, de forêts claires, de forêts denses humides sempervirentes ou semi-décidues sans faire appel aux éléments floristiques? Physionomiquement ils se ressemblent. Peut-être en poussant à l'extrême l'investigation physionomique pourrait-on faire ressortir certains éléments de différenciation apparents, difficiles à apprécier et souvent probablement fallacieux quant à leur valeur comparative, alors que l'étude des compositions floristiques, très simples dans certains cas, permet des définitions précises. Il est impossible à un certain degré de l'analyse d'échapper aux considérations floristiques tant pour définir, classer et nommer. Je m'étendrai sur ce sujet, à titre d'exemple, à propos des forêts denses humides.

A Yangambi il fut tenu compte pour la nomenclature d'autres considérations d'ordre pratique. Furent exclus de la nomenclature africaine des termes utilisés en certaines contrées du monde pour désigner des types de végétation très locaux qu'il ne semblait pas y avoir intérêt à

généraliser, ou des noms employés dans des sens très divers dans différents pays et devenant alors trop confus pour être retenus. Furent rejetés ainsi : « scrub » très largement utilisé dans des descriptions de fourrés, mais aussi de forêt dense humide dégradée par les cultures, ou même en Australie pour désigner la forêt dense humide (« rain forest ») par opposition à la « forêt, » ce nom étant réservé à la seule forêt d'*Eucalyptus*, « Eucalypt forest »; également « brousse » ou « bush » qui est pratiquement appliqué à toute la végétation en dehors des villes; ou des termes plutôt géographiques comme « llanos » , « pampas »; il a semblé préférable à la réunion de réserver à « maquis » son sens original dans la région méditerranéenne, bien qu'en fait il soit aujourd'hui appliqué couramment à des types de végétation de la Californie, du Cap, de la Nouvelle-Calédonie. On a considéré que le maquis était une forme méditerranéenne du type universel : « fourré » en français, « thicket » en anglais, défini physionomiquement dans un sens très général.

Enfin inversement il fut à Yangambi tenu compte autant que possible, dans le choix des termes, des usages déjà établis lorsque ceux-là n'étaient pas ambigus, plutôt que de forger des mots nouveaux. Des esprits très absolus auraient pu rejeter les termes de « savane » et de « steppe » par exemple parce qu'ils ont été appliqués à des formations parfois mal définies, ou vouloir les confondre dans « prairie ». Dans les régions tropicales ces mots de savanes et de steppes sont aujourd'hui d'un usage courant solidement établi. Ils ont certainement un sens aussi net, bien que très étendu, que le mot « forêt » qui lui aussi s'applique à des formations excessivement variées de toutes les zones climatiques. Je pense que ces décisions furent sages et qu'elles vaudraient pour toute réunion à une échelle internationale supérieure. D'autres expressions d'ordre climatologique ne devraient pas être admises dans une classification universelle, telle que « forêt de mousson ». Ces forêts sont en effet adaptées à un rythme climatique comprenant une saison très pluvieuse (due à des pluies de mousson renforçant les pluies estivales) à laquelle succède une saison très sèche. Un rythme biologique corrélatif se manifeste par exemple par la caducité partielle ou totale du feuillage qui permet de classer ces forêts parmi les forêts décidues ou semi-décidues. La mention syngénétique de l'effet de mousson n'est donc pas indispensable dans la nomenclature physionomique.

Dans la définition des formations il convient de tenir compte de trois remarques. L'une est de simple observation courante. On passe en fait d'une formation bien déterminée à une autre également bien typifiée, souvent par des faciès de transition. Quelquefois les passages sont brusques et les limites territoriales séparatives sont assez faciles à tracer avec précision. C'est le cas des lisières forêt /savane et celui où les changements de milieu sont brusques, comme il s'en produit souvent en montagne. La définition d'une formation doit donc s'appliquer aux groupements végétaux qui paraissent en moyenne devoir caractériser un type bien déterminé, et non pas à des groupements de transitions.

Très souvent, surtout en pays semi-aride, on observe non pas une

formation végétale homogène sur de grandes étendues, mais une *mosaïque* de formations. Ces mosaïques ont reçu des noms régionaux qui ne doivent pas être compris comme désignant des formations végétales proprement dites. Par exemple la « catinga » brésilienne est une mosaïque de forêts sèches basses denses et décidues, de fourrés et de steppes à épineux, donc de trois formations mélangées, confusément en apparence. De même la « forêt claire indochinoise » est une mosaïque de forêt claire proprement dite à Diptérocarpacées, de savane boisée, et de forêt dense sèche. Les galeries forestières en pays semi-arides de savanes boisées ne sont pas à proprement parler des formations végétales mais des « paysages végétaux », pouvant comprendre ensemble des bandes de forêt ripicole, de forêt périodiquement inondée, et même de forêt dense de terre ferme, donc encore un mélange d'au moins trois formations différentes.

DES ÉLÉMENTS DESCRIPTIFS D'UNE CLASSIFICATION PHYSIONOMIQUE

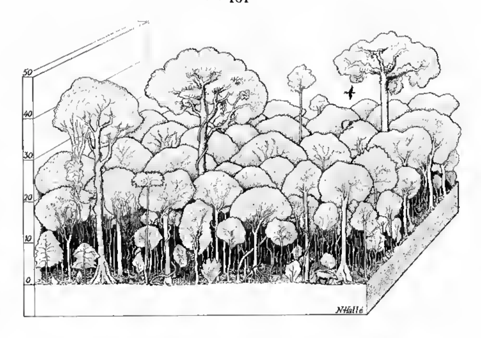
I. — FORMATIONS FORESTIÈRES

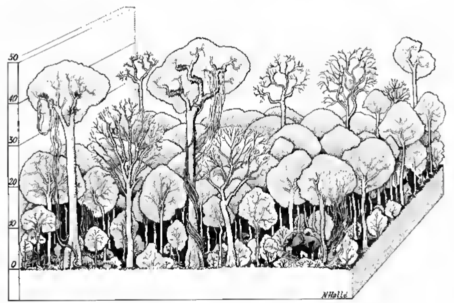
STRUCTURE

La physionomie d'une formation végétale c'est d'abord et essentiellement sa *structure*. Celle-ci est étagée; les étages, parfois mal séparables, ont une hauteur moyenne. Ces données sont primordiales pour décrire une forêt.

On distingue plus ou moins bien trois étages dans la forêt dense humide. Souvent les arbres de l'étage supérieur ont des cimes jointives, de sorte qu'en projection verticale (vue d'avion) l'aspect du couvert de la forêt est polygonal; de profil les cimes jointives de l'étage supérieur forment un couvert continu. Très fréquemment ce couvert, d'une hauteur moyenne de 25-30 m, est dominé de place en place par des cimes, généralement très développées, de très grands arbres qui émergent au-dessus de la forêt (aspect de choux-fleurs vus d'avion). Ces « émergents » sont un caractère remarquable de certaines forêts primitives, d'autant plus qu'ils appartiennent à quelques espèces seulement. Dans d'autres types de forêt au contraire, l'étage supérieur des cimes est très découpé, très « ouvert », au bénéfice des étages sous-jacents. Ces derniers sont plus ou moins nets et continus. Les cimes des petits arbres et arbustes sont de deux types : soit des cimes étroites peu feuillues, généralement portées par des fûts très droits, soit au contraire des cimes très denses. La luminosité du sous-bois est en rapport avec l'existence de ces types de cimes.

La densité du peuplement dépend de la continuité du couvert des différents étages. Cette densité s'exprime de différentes façons, soit par l'estimation de la projection verticale des cimes ou « degré de recouvrement », soit par le nombre de tiges à l'unité de surface (hectare), celles-ci classées par catégories de diamètre, soit par le calcul de la « surface ter-





Pl. 1. — De haut en bas : **Forêt dense humide sempervirente — Forêt dense humide semi-décidue.**

rière », c'est-à-dire, après mesure de chaque diamètre ou circonférence prise à hauteur d'homme, de la surface totale calculée par hectare de toutes les tiges.

La description de la structure d'une forêt déterminée peut donc être précise, mais nous ne croyons pas que l'on puisse aisément multiplier des sous-types sur cette seule considération, en raison des trop nombreuses transitions possibles impliquant de grandes difficultés d'appréciation, et de la discontinuité ainsi que du chevauchement fréquent des étages.

La hauteur du couvert permet de séparer deux catégories importantes de formations forestières fermées ; la « forêt » proprement dite et le « fourré ». Le fourré est une formation basse, dense, essentiellement arbustive, dont le couvert a une hauteur moyenne maximum de 7 m[1]. Il peut être souvent dominé de place en place par quelques petits arbres. Les « taillis » sont donc des fourrés, mais ayant un sens forestier précis de recru forestier par rejets de souches après exploitation à blanc de la forêt.

Il manque à la terminologie de Yangambi un mot pour désigner les forêts denses basses à un seul étage, qui sont fréquentes en pays tropical, souvent dans des conditions édaphiques particulières. Nous proposons donc le terme de « forêt dense basse » pour les forêts denses fermées dont le couvert est à une hauteur moyenne ne dépassant pas 15 m, quelques arbres isolés pouvant émerger du couvert continu.

De même il me paraît utile d'adopter le terme de « bois-fourré » utilisé par Legris dans ses descriptions de la végétation de l'Inde, qui désigne un fourré d'où émergent d'assez nombreux petits arbres, ces arbres ne formant cependant pas un couvert continu. Nous aurions alors la série « fourré-bois fourré-forêt basse » qui faciliterait la description de tous ces types de transition entre un véritable fourré arbustif et une forêt basse.

Une distinction capitale applicable à tous les types de végétation réside dans le caractère « fermé » ou au contraire « ouvert » du couvert. Sous un couvert fermé, la quantité de lumière qui arrive dans le sous-bois ou au sol même est faible, elle commande le développement relatif des arbustes du sous-bois et du tapis herbacé. Lorsque le couvert est ouvert, les strates inférieures inversement prennent un grand développement. Cette considération est capitale dans les pays à climat semi-aride ou aride, où le sous-bois, lianes, herbes et arbrisseaux sous couvert forestier très ouvert devient dense et alors susceptible en saison sèche d'être incendié, ce qui cause des perturbations considérables dans la formation d'origine.

Il y a aussi des forêts où la strate supérieure des arbres (futaie) est très ouverte ; les arbres sont ainsi très espacés au-dessus d'un sous-bois dense et fermé. Dans le bassin de la Sangha il existe un autre type de forêt dense humide avec une futaie très ouverte au dessus d'un sous-bois dense de grandes plantes herbacées (Marantacées). Dans la carte de la végétation de ce pays Rollet l'a improprement nommée « forêt claire »

1. A Yangambi on a adopté, suivant une convention très communément admise, que l'arbuste (et l'arbrisseau) avait une hauteur maximum de 7 m.

terme qui nous le verrons plus loin doit garder sous peine de confusion la signification très particulière qui lui a été reconnue à Yangambi.

La physionomie ne se résume pas à la structure. D'autres formes biologiques que les arbres et arbustes ont une grande importance dans les forêts tropicales : les épiphytes et les lianes, puis aussi les herbacées, les mousses et les lichens. Leur abondance est une caractéristique des forêts, liée aux conditions écologiques régnantes, humidité atmosphérique pour les épiphytes, humidité du sol pour les lianes. La séparation des grosses lianes ligneuses et des petites lianes filiformes des sous-bois mérite d'être prise en considération. Une forêt très lianeuse dont les lianes s'épanouissent en ramifications denses dans les cimes des arbres a des sous-bois très sombres. Il faut ajouter les cas plus particuliers des épiphytes terrestres, des arbres d'origine épiphytique, des *Ficus* étrangleurs.

Enfin le tapis herbacé dans les forêts est aussi un élément important. Sa hauteur, son degré de recouvrement, sa continuité, peuvent être appréciés. Il est en rapport avec la nature du sol et surtout avec la luminosité du sous-bois.

La présence de végétaux ayant des formes typiques ne peut être ignorée, surtout s'ils sont abondants, puisqu'elle imprime à la physionomie de l'ensemble un aspect particulier. Ce sera le cas des palmiers, parfois absents dans les forêts tropicales, parfois au contraire très remarquables soit dans l'étage des arbres, soit dans le sous-bois; des palmiers lianés, des fougères arborescentes, de grandes monocotylédones *(Dracaena, Pandanus)*, de grandes plantes herbacées (Marantacées, Zingibéracées, Bambusées, Rapatéacées, etc...).

Certaines formations sèches tropicales offrent des cas spécifiques de troncs remarquables par leur forme, comme les fûts en bouteille de certaines bombacacées et caesalpiniées, les tiges ventrues des *Pachypodium*, de certains *Vitis*, *Adenium*, les formes succulentes (euphorbes arborescentes). Les formations sèches d'une façon plus générale sont caractérisées par la présence de multiples espèces d'épineux, de plantes succulentes (cactées, euphorbes), et d'arbres ou arbustes extraordinaires comme les didiéracées malgaches. La présence non rare d'arbres cauliflores dans les forêts humides mérite aussi d'être signalée comme un élément proprement tropical.

La forme habituelle des arbres d'une formation est un caractère qui mérite souvent d'être retenu pour la définir. Par exemple la parfaite rectitude et la grande hauteur de la partie libre du fût des arbres de futaie des forêts denses humides, s'opposant par exemple aux arbres d'autres forêts où l'épaisseur de la cime est plus grande que la partie libre du tronc. Chez les grands arbres la présence de contreforts est le caractère peut-être le plus saillant des forêts tropicales humides et même quelquefois des forêts denses sèches, propre à de nombreuses espèces. C'est un des caractères différentiels les plus apparents qui les distinguent des forêts tempérées.

La forme des cimes de certaines espèces de grands arbres, lorsqu'ils sont abondants, donne aussi un caractère spécial à la forêt, par exemple

les cimes étagées en parasol des *Terminalia*, les cimes étroites en fuseau, les cimes coniques, les cimes pyramidales flamboyantes, etc...

Les racines en échasses, les racines à pneumatophores, les racines à appendices saillants genouillés, les racines en arceaux, sont les apanages des mangroves, mais les arbres à faisceaux de racines aériennes se rencontrent aussi dans les forêts marécageuses et même dans les forêts denses humides de terre ferme.

Une mention particulière doit être faite aux espèces de conifères. Celles-ci ne sont pas communes dans les forêts tropicales. Il n'y en a pas en Afrique sauf dans les hautes montagnes *(Podocarpus*, *Juniperus*, *Whydringtonia)*. Mais en Malaisie, en Australie, en Nouvelle-Calédonie, des conifères se trouvent parfois en mélange dans la forêt feuillue. Les formations de forêt dense humide mélangées de futaies d'*Araucaria* sont parmi les plus remarquables de l'Australie et du sud du Brésil. Les forêts de pins et chênes sont aussi des formations subtropicales très importantes au Mexique en altitude.

Les forêts de montagne ont des structures, des profils et donc des physionomies très particuliers.

Diagrammes-profils. — La structure et la physionomie d'une formation peuvent donc être l'objet de descriptions détaillées précises et de mesures. Beaucoup de phytogéopraphes emploient aujourd'hui pour représenter le profil et la densité d'une formation la technique des diagrammes-profils. Les schémas dessinés par certains auteurs donnent déjà une idée des profils des formations et rendent plus vivantes les descriptions, mais leur valeur dépend beaucoup de l'observateur qui interprète ses impressions plus ou moins subjectivement. Les diagrammes-profils eux reconstituent par le dessin aussi exactement que possible le profil d'une formation forestière. Ce sont des documents précis qui font voir les profils — à échelle très réduite — que rarement on peut apercevoir, sauf quand à la faveur de défrichements en forêt par exemple, ou de l'ouverture d'une route, une coupe nette a été faite et que l'on a suffisamment de recul pour en apercevoir la silhouette de l'entaille faite dans la forêt. Le dessin donne une représentation fidèle et plus lisible.

La méthode d'application très simple se résume à la délimitation dans la formation d'un couloir étroit et long (100 m × 5 m par exemple), à son découpage en carrés sur le terrain, puis à la mesure de la hauteur (fût librecime) et du diamètre de tous les arbres et arbustes, en notant leur position sur un plan, carré par carré. On a alors tous les éléments pour reproduire sur un papier quadrillé le profil de la forêt comme on pourrait l'apercevoir. Pour être complet on relève également toutes les lianes, épiphytes, plantes herbacées au moins sur une petite surface. La composition floristique est évidemment notée. De semblables profils lorsqu'ils sont dessinés à la même échelle rendent faciles les comparaisons entre types forestiers.

Un seul dessin ne représente sans doute qu'un cas particulier de profil de la formation; il convient donc de choisir la parcelle étudiée dans une partie de la forêt qui apparaît comme bien représentative de son aspect

moyen. Ce procédé ne donne qu'une idée imparfaite de la densité du couvert, puisque les cimes des arbres voisins dont la projection verticale chevauche la parcelle ne figurent pas sur le dessin. En dépit de ce défaut de la méthode, celle-ci est une des plus représentatives qui soient, et un diagramme-profil accompagnera toujours avec grand intérêt pour le lecteur une description d'un type forestier.

Lamprecht a essayé d'en améliorer la valeur représentative, en superposant les dessins de deux parcelles contiguës, l'un des deux dessins étant tracé sur une feuille de papier transparent.

Certains documents publiés, comportant beaucoup de détails sont remarquables. Le procédé a été appliqué par Hosokawa, un botaniste japonais avec une extrême minutie pour l'étude de la distribution des épiphytes sur les arbres, leur présence à divers niveaux de la tige et de la cime étant un caractère spécifique.

Beaucoup d'efforts sont donc actuellement entrepris par les phytogéographes pour donner de la précision aux méthodes physionomiques. Le procédé du diagramme-profil est applicable à tous les types de végétaux, y compris les types herbacés. Mais jusqu'à présent, il a été surtout utilisé pour la végétation forestière. A ma connaissance seul le botaniste belge Louis l'a employé pour représente le tapis herbacé de la forêt tropicale humide du Congo.

SPECTRE BIOLOGIQUE

Une formation est une unité biologique où l'espace occupé par la végétation (par la biomasse) à l'unité de volume est constitué par un ensemble de formes de vie réparties en moyenne suivant des proportions définies. Le pourcentage moyen du nombre des arbres répartis en plusieurs catégories de diamètre, des arbustes, sous-arbustes, épiphytes, lianes, est une caractéristique de la formation. Il constitue le spectre biologique vrai de la formation, notion différente du spectre également appelé biologique qui détermine le pourcentage du nombre des espèces par formes biologiques.

Une approche du spectre biologique de la formation peut être faite à l'occasion des relevés et mesures exécutés dans les parcelles étudiées en vue d'en reconstituer le profil.

Mais souvent on devra se contenter par estimation à vue de reconnaître l'abondance par exemple des très gros arbres, de la densité du sous-bois, de l'abondance des lianes, des épiphytes, de la densité du tapis herbacé, etc.

DIMENSIONS DES FEUILLES

Un autre élément physionomique peut intervenir dans certains cas, les dimensions des feuilles. L.J. Webb en a fait un des éléments principaux d'une classification des « rain forests » de l'Australie [1]. Raunkiaer a établi une classification des feuilles par dimensions. Adoptant les limites

1. A physiognomic classification of Australian rain forests. Journ. Écol. **47** : 551-570 (1959).

de celui-ci et ajoutant une catégorie de notophylles intermédiaires entre les mésophylles et les microphylles, qui lui semble mieux adaptée à des dimensions courantes dans la « rain forest » australienne WEBB fait de la proportion relative des mésophylles, notophylles et microphylles les têtes de ligne de ses sous-formations.

Aucune étude de ce genre n'ayant été faite à ma connaissance dans d'autres pays tropicaux, il paraît impossible de retenir le critère des dimensions foliaires dans une classification universelle, au moins comme critère principal. Il est certain que la dominance d'un type de feuille chez les arbres imprime une physionomie particulière à la forêt. Par exemple certaines grandes légumineuses ont des cimes étalées en parasol et des folioles très petites, de sorte que le couvert est très transparent. Vu du dessous il donne l'apparence d'une fine dentelle.

CADUCITÉ DU FEUILLAGE

Un élément biologique important permet de diviser certaines formations ayant la même structure et, en saison des pluies la même physionomie : la permanence ou la caducité du feuillage. Il y a des forêts denses sempervirentes dont les cimes restent feuillues et vertes en toute saison; la chute des feuilles se fait progressivement sans que les cimes apparaissent jamais dépouillées. Il y a des forêts à feuilles caduques, où durant une période plus ou moins longue dans la saison sèche les cimes sont complètement défeuillées. Entre forêts sempervirentes et forêts caducifoliées on peut observer des intermédiaires où une fraction seulement des cimes sont défeuillées. On peut être tenté de préciser et de diviser, en forêts où 1/4, 1/2, 3/4 des cimes sont défeuillées. Il est difficile d'apprécier des proportions, et au surplus le milieu de la forêt n'est pas absolument uniforme, l'impression de la défeuillaison peut être variable d'un site à un autre. En Afrique, à Yangambi a été admise une seule division, la forêt dense humide semi-décidue. Par ailleurs le critère de la chute partielle des feuilles en saison sèche est doublé d'une composition floristique notablement différente de celle de la forêt dense humide sempervirente.

La défeuillaison ne se produit que dans la futaie, chez les plus grands arbres, les étages inférieurs et le sous-bois demeurent verts. Là encore des types transitoires existent jusqu'à la forêt totalement décidue où arbres et sous-bois sont totalement défeuillés, comme la catinga brésilienne, les forêts sèches du bord du Golfe caraïbe au Vénézuela, ou encore certaines forêts de l'Ouest de Madagascar. Au soleil, en pleine saison sèche elles apparaissent absolument blanches.

D'autres types de forêt dense humide sont plutôt tropophiles que franchement sempervirentes ou décidues. La chute des feuilles se produit sensiblement à la même époque en saison sèche, mais le nouveau feuillage remplace immédiatement l'ancien de sorte que les cimes demeurent feuillées, la différence ne se manifestant que dans les couleurs des cimes. Les jeunes feuillages sont vert tendre, beige, gris vert, les cimes sont donc colorées, alors que le feuillage ancien était d'un vert mat uniforme.

Quelquefois même certaines branches portent leur vieux feuillage, alors que d'autres sur la même cime sont déjà couvertes des nouvelles feuilles.

Il est donc difficile en vue d'une classification de fonder trop de divisions physionomiques sur le caractère de la défeuillaison et il paraît prudent de se limiter à quelques catégories en interprétant largement, en plus et en moins, le terme de « semi décidu » par exemple.

En général les forêts et les fourrés qui doivent endurer une saison sèche de plusieurs mois sont décidus ou semi-décidus. Il y a aussi, mais plus rarement, des forêts et fourrés à feuillage persistant bien que soumis à une saison sèche longue. C'est en particulier le cas des forêts sclérophylles dont le feuillage coriace est persistant. Se rangent dans cette catégorie les forêts d'*Eucalyptus* en Australie.

NOMENCLATURE

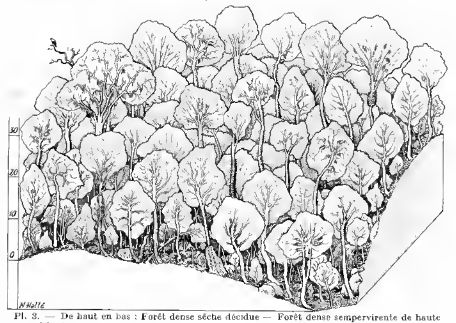
Pour la commodité de la classification et de la nomenclature, nous avons déjà dit qu'il serait absurde de ne pas mettre en évidence chaque fois que possible la mention de l'habitat, quand celui-ci est d'une façon patente le facteur déterminant de la formation. Nous distinguons donc : une grande catégorie des forêts de haute montagne, s'opposant à celle des forêts de bas et moyens pays (plaines et collines); l'ensemble des forêts édaphiques : la mangrove formation très spécialisée des eaux salées ou saumâtres sur fonds vaseux; les forêts marécageuses, les franges forestières ripicoles, les forêts périodiquement inondées, les forêts sur tourbières (peat forests).

Les forêts et fourrés sur sables blancs sont des formations édaphico-climatiques qui peuvent être considérées plutôt comme des sous-formations des forêts denses humides à l'intérieur desquelles elles se trouvent. Elles sont très suffisamment caractérisées par le sol, la physionomie et la composition floristique. Je n'en connais pas d'exemple en Afrique. Doivent être rangés là les fourrés sur sables blancs du haut rio Negro (pseudo-catingas) au Brésil, et les « Heath forests » de Bornéo (à *Casuarina* et *Dacrydium*).

Forêts homogènes. — La nomenclature de toutes ces formations à édaphisme déterminant ne souffre aucune difficulté car elles sont généralement assez homogènes avec un petit nombre d'espèces visiblement dominantes. Il suffit donc d'adjoindre le nom d'une de ces espèces caractéristiques principales à celui de la formation. Forêt ripicole à *Mora excelsa* (Guyanes). Forêt basse sur sable blanc à *Humiria* (humirizal de la Guyane brésilienne). Forêt ripicole à *Copaïfera Demeusii* (Congo). Forêt marécageuse à *Pterocarpus*, à *Virola* (Guyanes), Mangrove à *Rhizophora*, à *Avicennia*, à *Bruguiera*, etc.

Le cas est exceptionnel, mais il y a aussi des forêts denses tropicales où manifestement une espèce de grand arbre est dominante et imprime une physionomie particulière à la forêt. C'est le cas de la forêt à *Gilbertiodendron Dewevrei* de la cuvette congolaise qui par sa considérable





Pl. 3. — De haut en bas : Forêt dense sèche décidue — Forêt dense sempervirente de haute altitude.

étendue et son aspect si spécial mérite le rang d'une sous-formation. Son nom s'impose de lui-même. Cas aussi des forêts de conifères et de fagacées dans les montagnes de la zone tropicale.

Forêts hétérogènes. — Le cas général demeure embarrassant, celui des forêts hétérogènes, celles qui ne sont pas liées à des milieux nettement spéciaux. Pour les distinguer et les nommer il est impossible de se passer du concours de la floristique. Certains botanistes ont eu la pensée d'utiliser les méthodes d'analyse, la hiérarchie et la nomenclature de l'école phytosociologique dite de Montpellier-Zürich. Personnellement, je ne suis pas d'accord sur les principes de la méthode qui, à la base recherche les espèces caractéristiques d'une communauté (association) — dans les comparaisons de relevés floristiques effectués sur de très petites superficies, — parmi les espèces dites différentielles qui révélées par ces comparaisons n'existeraient que dans cette communauté, alors désignée d'après le nom d'une des espèces exclusives. Ces espèces caractéristiques peuvent être constantes et abondantes mais en principe pourraient être rares. Ensuite les « associations » sont groupées en « alliances » quand elles ont en commun des espèces qui n'existent que dans ce groupe d'associations. Cet édifice floristique est assorti d'une nomenclature savante qui rappelle la nomenclature latine des espèces végétales dont l'usage ne semble aisé qu'à des spécialistes.

Nous pensons que les espèces caractéristiques d'une forêt sont celles qui ont manifesté le plus de vitalité dans la compétition interspécifique qui est âpre en forêt dense tropicale, et dont le résultat est leur particulière abondance dans le peuplement. Ce sont ces espèces qui constituent essentiellement la communauté, celles qui la représentent mieux biologiquement et physionomiquement. Elles doivent donc servir à la nommer; peu importe si elles existent également dans d'autres communautés différentes.

Lorsqu'une espèce est plus qu'abondante, c'est-à-dire dominante [1], elle s'impose immédiatement pour nommer la communauté. Quand la formation est hétérogène, cas général, des inventaires sont nécessaires, *portant sur de grandes surfaces de préférence.* L'étude de ces inventaires entrepris par sondages sur des parcelles dispersées permet de dégager ces espèces abondantes caractéristiques. Tous ceux que j'ai pu étudier, qui portaient parfois sur des dizaines ou des centaines de milliers d'hectares, en Côte d'Ivoire, au Cameroun, au Gabon, au Mayumbé, en Guyane française, en Amazonie, en République Centrafricaine, montrent que sur les 100 à 300 espèces d'arbres inventoriées dans la formation, il y a toujours une dizaine d'espèces qui à elles seules forment ensemble plus ou moins la moitié du nombre total des arbres. Ce sont les vraies caractéristiques de la formation. Les nombreuses autres espèces sont disséminées ce sont des espèces de remplissage.

1. Le mot de dominance a regrettablement deux sens en phytosociologie, selon qu'il exprime une notion de hauteur supérieure à la hauteur moyenne de la formation, ou un degré supérieur de fréquence.

Ces quelques espèces abondantes ne sont pas réparties uniformément. L'une qui est grégaire ici, peut être absente là. Elles forment un ensemble invariant dont les combinaisons qualitativement et quantitativement varient dans l'espace occupé par la formation, puis aussi dans le temps. Elles représentent le climax statique mais multiface de cette formation. C'est donc parmi elles qu'il convient en principe, et de préférence, de choisir celles qui désigneront la formation.

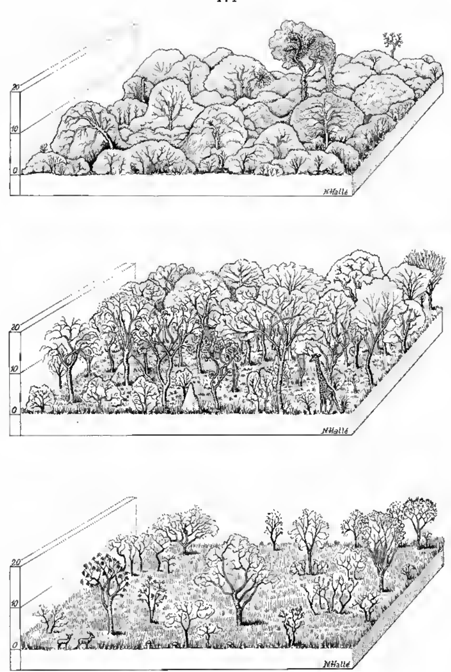
Une nomenclature qui doit rester simple à l'usage, ne peut évidemment faire emploi de plusieurs noms d'espèces. Une forêt déterminée peut être désignée par une ou deux des espèces localement les plus caractéristiques. Lorsqu'il s'agit d'une grande formation il faut bien synthétiser et faire ressortir non plus les espèces, mais autant que possible les genres et même les familles les plus marquantes. Dans une classification à l'échelle d'un continent ou même universelle, il faudra inévitablement s'élever à l'échelle des familles. C'est ainsi que la forêt dense humide indo-malaise est bien caractérisée en valeur absolue et en valeur relative par rapport aux forêts guinéo-congolaises et amazoniennes par l'expression « Forêt dense humide à Diptérocarpacées » ou plus précisément encore « Forêt dense humide indo-malaise à Diptérocarpacées ». Dans la Région chorologique guinéo-congolaise, la forêt du domaine périphérique septentrional me paraît pouvoir être appelée « Forêt dense humide semi-décidue à malvales et ulmacées »[1] par opposition à la Forêt dense humide sempervirente de cette Région qui paraît plutôt caractérisée par l'abondance des grandes légumineuses.

Descendant de la grande formation à une forêt déterminée on peut faire appel à des noms de genres ou d'espèces : forêt à *Triplochiton* (à ayous), forêt à *Tarrietia* (à niangon), forêt à *Turreanthus* (à avodiré) par exemple en Côte d'Ivoire, ici, dans ces cas particuliers, sans nom latin d'espèce puisque ces trois genres n'ont chacun en Côte d'Ivoire qu'une espèce.

Nous ferons encore cette remarque qu'il est dans notre logique pratique de choisir les noms parmi les espèces de grands arbres du couvert appartenant aux espèces caractéristiques. Ce choix bien que conventionnel n'est pas arbitraire. Ce sont les grands arbres abondants du couvert qui sont les édificateurs principaux de la communauté; par leur ombrage, leurs déchets, leur enracinement ils commandent en grande partie la biologie du sous-bois et du sol.

Lorsque dans les étages inférieurs ou même dans le tapis herbacé il existe une espèce particulièrement abondante il est certainement opportun de l'associer à l'espèce arborescente choisie pour désigner le forêt.

1. Abondance remarquable des *Celtis* et Sterculiacées.



Pl. 4. — De haul en bas : Bois fourrés, lourrés. — Forêt claire. — Savane boisée.

II. — FORMATIONS MIXTES
FORESTIÈRES ET HERBACÉES (GRAMINÉENNES)
ET FORMATIONS HERBACÉES (GRAMINÉENNES)

SAVANES BOISÉES ET FORÊTS CLAIRES

Sous le titre général sont classées à la fois : des formations purement herbeuses (la savane et la steppe), des formations mixtes où, au-dessus de la strate herbeuse de la savane et de la steppe se trouve une strate de petits arbres et d'arbustes plus ou moins ouverte (la savane boisée, la forêt claire, la steppe boisée), puis des formations de transition. « Savane » et « steppe » sans épithète sont des termes souvent admis dans un sens générique très général et relatifs à la fois aux formations purement herbeuses et aux formations mixtes superposées, herbeuses et forestières. C'est pourquoi dans une langue plus précisément phytogéographique, il a paru préférable d'employer deux termes : la « savane herbeuse », sans ou avec quelques arbustes épars, la « savane boisée » où le groupement forestier est visiblement important ou même très important, et de même pour la steppe.

La différence la plus grande entre une forêt « basse » et une savane boisée est que la première est à couvert fermé avec un sous-bois arbustif, plus ou moins continu, alors que dans la seconde le peuplement forestier est plus ou moins largement ouvert, ce qui permet à une formation herbeuse dense, généralement graminéenne de couvrir le sol d'une façon continue. En fait, la savane boisée est parcourue chaque année ou presque à la saison sèche par des feux d'herbes, les « feux de brousse ». Ils brûlent les herbes sèches, mais non la végétation forestière qui cependant en souffre, surtout dans sa régénération. Le feu de brousse ne pénètre normalement pas dans la forêt, formation fermée, dont il lèche ou grille un peu les lisières. Lorsque le feu de brousse réussit dans des conditions particulières de sécheresse à pénétrer dans le sous-bois de la forêt en limite de la savane, la parcelle atteinte meurt et les herbages s'installent rapidement à sa place.

Les savanes, boisées ou non, couvrent des étendues considérables dans les pays tropicaux.

On a introduit aussi dans la nomenclature le terme de « forêt claire ». Il fut employé d'abord en Indo-Chine pour désigner une savane boisée où les petits arbres ont des cimes jointives ou presque. Les fûts sont nombreux. L'impression d'ensemble est celui d'une véritable forêt basse, mais ce n'est pas une formation fermée donc pas une forêt dense. Le sol en effet est couvert d'une savane dense de graminées. Le feu de brousse peut parcourir chaque année cette savane, mais ne commet pas de dommages très apparents dans le peuplement forestier. Ainsi entre la savane boisée et la forêt claire il n'y a pas de différence de nature ; ce qui les sépare structuralement c'est la densité et la hauteur du peuplement forestier et aussi en général, en forêt claire, de moins grandes densité et hauteur des herbages. La limite sur le terrain entre les deux types peut être très indécise, mais lorsqu'ils sont bien caractérisés, ils sont visiblement différents

et méritent d'être distingués nominalement; dans l'un la forêt est la formation physionomiquement la plus importante, dans l'autre c'est la savane qui est l'élément le plus apparent. Les arbres de la forêt claire ont un port d'arbres, les fûts sont droits; les arbustes et petits arbres de la savane boisée sont plus ou moins rabougris avec des fûts tortueux. Il convient d'ajouter que la composition floristique de la forêt claire et celle de la savane boisée sont souvent plus ou moins différentes. Les forêts claires soudaniennes de l'Afrique occidentale sont des peuplements d'*Isoberlinia* mélangés souvent d'*Uapaca Somon*; celles de l'Afrique australe et orientale sont caractérisées surtout par des peuplements de *Brachystegia* mêlés de *Julbernadia* et d'*Isoberlinia*. Les forêts claires existent surtout en Afrique et en Asie. Elles sont beaucoup moins riches floristiquement que les forêts denses, humides ou sèches; en général une espèce d'arbre domine et forme des peuplements parfois purs. Il n'y a donc aucune difficulté à les nommer.

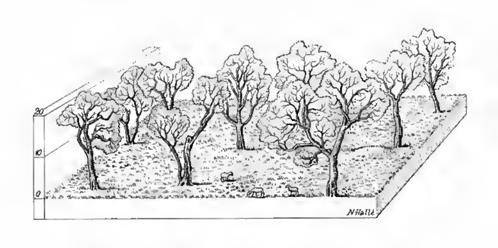
Du point de vue physionomique elles sont monotones. Il n'y a pratiquement ni lianes, ni épiphytes. Les espèces dominantes, avec leur port particulier, impriment à l'ensemble un aspect qui est propre à chaque type floristique. Dans les forêts claires à Diptérocarpacées indochinoises (Cambodge, Laos), les arbres et arbustes ont des fûts très droits en général, les feuilles sont souvent grandes. Les *Brachystegia* des forêts claires africaines australes ont des cimes en parasol, leur couvert de feuilles composées à petites pinnules est très léger. Toutes ces formations sont à feuilles plus ou moins persistantes. Dans la chute des feuilles, quand elle se produit, il est souvent impossible de séparer l'action desséchante de la saison de celle des feux de brousse. Les forêts claires à *Isoberlinia* d'Afrique occidentale et centrale se couvrent immédiatement de leur nouveau feuillage après la chute de l'ancien, en pleine saison sèche.

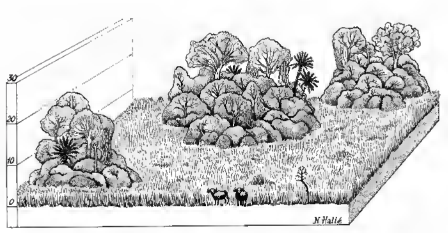
En Amérique tropicale je n'ai vu aucune formation de ce type, mais des forêts de pins et de chênes, très étendues, au Mexique sont de véritables forêts claires avec tapis gramméen et herbacé. La forêt claire de pins existe aussi en Indo-Chine.

Les phytogéographes de langue anglaise à Yangambi ont adopté comme terme correspondant à forêt claire non celui d'« open forest » mais « woodland »[1]. Il y aura certainement lieu dans une prochaine Conférence internationale de bien préciser ce qu'il faut comprendre par woodland. A Yangambi le terme a été considéré comme équivalent de « forêt claire ». Mais en Australie le « woodland » est une formation où les arbres ont une longueur de fût inférieure à l'épaisseur de la cime. FANSHAWE et BEARD désignent aussi sous ce terme une forêt dense humide (« rain forest ») à deux étages, formée d'un couvert dense de 6-12 m de haut, dominée par une strate discontinue d'arbres émergents de 18-24 m de haut.

Revenons à la savane boisée. La densité et la hauteur moyenne du

1. Cependant le rapport de la Conference de Ndola (N. Rhodesia) publié par le Conseil Scientifique africain n° 52 (1960), a comme titre en anglais : « CSA Meeting of specialists on open forests in tropical Africa ».





Pl. 5. — De haut en bas : Savane verger africaine à *Faidherbia albida*. — Savane à boqueteaux.

peuplement forestier sont excessivement variables, d'autant plus qu'elle est généralement périodiquement cultivée, donc défrichée. Les arbustes repoussent vigoureusement par rejets et drageons. Les dommages que leur causent les feux de brousse dépendent beaucoup de la masse des herbages de la savane. Comme pour les forêts claires, il y a en chaque station un petit nombre d'espèces dominantes dans le peuplement forestier et dans la savane. La floristique donc permet facilement de caractériser une savane déterminée ou boisée ou herbeuse.

On distingue quelquefois les savanes boisées ou non par la hauteur de la strate herbacée. Il y a des savanes à hautes herbes, d'autres à herbes courtes. Les graminées sont en général disposées par touffes. Lorsqu'elles sont brûlées le sol nu apparaît entre les pieds demi calcinés des touffes. Mais dans la savane vivante le couvert herbacé est généralement épais au point d'entraver sérieusement la marche dans la savane non brûlée.

D'après l'importance physionomique relative des strates arborée et arbustive, plusieurs termes ont été proposés à Yangambi :

Savane arbustive : Pas ou très peu de petits arbres, des arbustes et arbrisseaux seulement, souvent rabougris;

Savane arborée : Présence de petits arbres disséminés. Strate forestière donc excessivement ouverte.

D'autres termes physionomiques pourraient être ajoutés.

Savane à épineux : Les arbustes sont surtout des épineux.

Savanes verger : Type anthropogène, autour des villages permanents dans les pays de savanes boisées. Quelques espèces fruitières arborescentes sont conservées lors des défrichements et se multiplient spontanément. Dans les cultures permanentes ou presque les arbres demeurent à l'abri des feux de brousse et peuvent alors développer normalement leurs cimes. Toutes les autres espèces de la savane boisée sont à la longue éliminées et il subsiste des sortes de vergers.

Savane-palmeraie : Formation généralement édaphique composée d'une palmeraie pure ou presque dans une savane herbeuse souvent mal draînée.

Savane à termitières arbustives (arborées) : Dans les régions de forêts claires ou de savanes, criblées de grandes termitières, celles-ci sont souvent couvertes d'un petit fourré d'arbustes et parfois d'arbres, alors que tout autour le sol est couvert soit d'une savane herbeuse, soit d'une forêt claire. La flore forestière des termitières est généralement différente de celle de la savane boisée qui les entoure.

Savane à boqueteaux : Savane herbeuse où sont épars des bosquets de forme généralement circulaire. Probablement faciès d'invasion d'une savane par une flore des forêts des environs, mais aussi parfois au contraire faciès de régression d'une forêt occupée longtemps par l'homme et savanisée.

Forêt parc : Terme à prohiber parce que souvent employé dans différents sens, donc ambigu. Parfois selon les auteurs il s'agit d'une savane à

boqueteaux, mosaïque de bosquets et de savane herbeuse; parfois simplement de la savane boisée.

Forest savannah : Terme impropre, localement utilisé au Surinam pour désigner des fourrés ou des forêts basses sur sable mêlés de plantes herbacées. Le peuplement forestier est dense, il s'agit donc d'une formation forestière et non d'une savane.

STEPPES

Peu de termes phytogéographiques ont soulevé autant de discussions que celui de steppe. Il a été parfois employé en Afrique pour savane. Si on se reporte aux auteurs russes, le mot steppe qui à l'origine désignait les formations herbeuses de la mer Noire à la mer Caspienne, correspondant à un climat aride, à été sec, hiver froid et pluies printanières, a été depuis étendu à d'autres formations herbeuses et arbustives de l'Asie centrale, différentes de celles de la Russie d'Europe et soumises à des rythmes biologiques particuliers. Il semble comme l'écrit TROCHAIN que « ce terme n'a plus que la valeur d'un qualificatif géographique désignant l'ensemble de la végétation soviétique non forestière ».

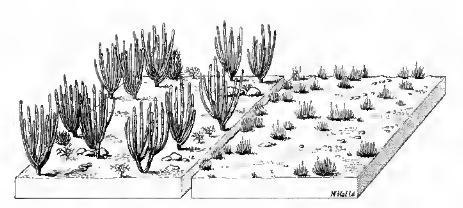
Des phytogéographes furent hostiles à l'emploi du terme en Afrique, bien que reconnaissant que physionomiquement les aspects de la steppe se retrouvaient en Afrique tropicale, parce que ces « steppes » africaines ont un rythme biologique distinct de celui des steppes russes. Cette objection n'a pas été retenue à Yangambi puisque ces steppes soviétiques peuvent avoir des rythmes très divers de la mer Noire à la Mongolie. Il faut donc comprendre aujourd'hui steppe dans le sens très général d'une grande unité physionomique, de même que « forêt » désigne des types de végétation biologiquement très divers de la Norvège à la Côte d'Ivoire.

Une steppe est donc d'abord une formation herbeuse comme la savane. Le rapport de Yangambi en donne une définition. Les différences avec la savane herbeuse apparaissent ainsi :

Savane	*Steppe*
Strate continue d'au moins 80 cm haut.	Formation ouverte où les graminées vivaces largement espacées n'atteignent généralement pas 80 cm.
Graminées à feuilles planes basilaires et caulinaires.	Graminées à feuilles étroites, enroulées ou pliées, principalement basilaires.
Ordinairement brûlée annuellement.	Généralement non parcourue par les feux.

Il y a une évidente différence entre les paysages des savanes soudaniennes à hauts et épais herbages où la marche est parfois difficile et ceux des steppes sahéliens où le tapis herbacé est peu dense et plus ou moins discontinu. En Afrique dans les régions de transition Soudan-Sahel on pourra souvent hésiter à employer l'un ou l'autre terme pour désigner un paysage et pour ma part j'ai recouru parfois à un compromis en parlant de « savane-steppique ». Au point de vue écologique, passant de la





Pl. 6. — De haut en bas : Steppe arbustive à épineux *(Acacia)*. — Steppe à succulent steppe herbeuse.

savane à la steppe les conditions climatiques deviennent plus extrêmes, et la steppe finit dans le désert. Cependant certaines formations herbeuses équatoriales ont déjà reçu — à juste titre selon moi [1] — le nom de steppe (Congo) sous des climats qui n'ont aucun rapport avec un climat prédésertique. Ne nous étonnons pas puisque nous avons reconnu que la steppe était surtout une unité physionomique de végétation. Les conditions mésologiques des steppes congolaises sont d'ailleurs relativement arides en dépit d'une ambiance humide.

Mais le mot de steppe comme celui de savane a été étendu à des formations mixtes herbeuses et ligneuses. On a défini pour l'Afrique la steppe arborée et (ou arbustive), la steppe buissonnante, la steppe succulente. On pourrait y ajouter utilement la steppe à épineux, qui désignera notamment la steppe à *Acacia senegal* de la Mauritanie. La végétation ligneuse peut en effet prendre la place la plus importante dans un paysage steppique, au dessus d'un tapis herbacé maigre et discontinu. Cette extension du sens donné au terme steppe, se justifie à mon point de vue en attachant toute l'importance qu'elle mérite au fait de l'espacement entre les végétaux constituants. Les graminées sont cespiteuses et le sol nu apparaît entre les touffes, lorsqu'il y a des arbustes ou des buissons, ceux-ci sont généralement très espacés. La végétation devient dans la steppe de plus en plus diffuse à mesure que les conditions du milieu deviennent plus arides. Vue d'avion la végétation steppique apparaît sous l'aspect d'un pointillé de plus en plus lâche en approchant du désert. Comment désigner autrement ces types de végétation de cactées, d'agaves, de yucca, de broméliacées, de *Larrea divaricala*, que par « steppes à succulents » « steppes arbustives », qui sont si étendus dans le Mexique aride, de sous-arbrisseaux nains à *Cryptosepalum* de Lunda (Angola), de sous arbrisseaux nains à port éricoïde, de succulents, de plantes à bulbes, et à la saison des pluies de plantes annuelles du Karroo, etc... Beaucoup d'auteurs les appellent des scrubs, mais nous avons dit que ce terme ambigu devait être rejeté.

En les appelant steppes on étend certainement le sens du mot qui, en se rappelant la steppe russe, désignait essentiellement des formations herbeuses. Or dans certaines steppes arbustives, steppes à succulents et autres, la végétation herbacée, surtout graminéenne, n'a plus qu'une place secondaire, elle peut même être absente. Pour nommer ces formations où la strate herbacée (graminéenne) tend à disparaître, il faut forger un nom ou donner une plus large extension à celui de steppe. C'est cette dernière solution qui fut admise à Yangambi. Trochain avait proposé le nom de pseudosteppe.

Lorsque les conditions bioclimatiques se rapprochent de celles des déserts la steppe herbeuse ou arbustive devient d'une extrême dispersion. On parle alors quelquefois de « formations semi-désertiques » ou même « désertiques », mais il manque un mot propre à ces formations, celui de « désertique » indiquant des conditions de milieu. De même « formations

1. Duvigneaud.

de climat très humides » ne saurait remplacer celui de forêt ou de savane. Lorsque les constituants de la steppe deviennent excessivement diffus, il est opportun de préciser en écrivant « steppe semi-désertique ».

D'autres types steppiques diffèrent biologiquement, leur composition floristique variant avec la saison. Leur flore est double, une flore graminéenne et une flore de géophytes et de plantes ligneuses naines ou lianeuses dont le développement se fait à des saisons différentes. Ce sont des steppes véritablement tropophiles (Hauts plateaux du Kwango et du Katanga.)

Il ressort de toutes ces considérations qu'une classification des divers types de steppes serait nécessaire.

TYPES DE DISTRIBUTIONS CATÉNIQUE ET HYDROMORPHIQUE DES FORMATIONS LIGNEUSES

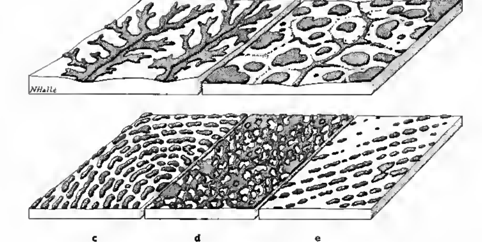
Certaines formations forestières sont distribuées dans les pays de savanes suivant des bandes ou des taches en rapport avec les conditions de la topographie et de la nature du sol. Quand celles-ci se reproduisent régulièrement suivant des séries caténiques de sols les formations en épousent les contours et cela dessine des paysages végétaux parfois très curieux que l'on peut observer vus d'avion. Une terminologie nouvelle est donc née avec le développement de la circulation aérienne qu'il nous paraît opportun de fixer comme celle des formations elles-mêmes.

Galeries forestières. — Voir page 160.

Forêt vallicole. — La forêt dense occupe exactement les vallées de rivières creusées dans des plateaux de grès et de sable et garnit les pentes jusqu'aux bords des escarpements. Les plateaux eux sont couverts de savanes. C'est une sorte d'extension de la galerie forestière à toute une vallée.

Bois de ravins. — Dans des pays à relief marqué, couverts de savanes herbeuses, des bois se trouvent dans des niches du relief (cirques, ravins) où ils sont abrités des feux de brousse. Ce paysage fréquent est généralement celui d'une forêt en cours de régression et ces bois de ravins sont en réalité les témoins de l'ancienne extension forestière.

Forêt digitée. — Paysage très commun dans les secteurs lisières forêt dense/savane. Les galeries forestières se ramifient en branches principales et secondaires compartimentant le pays en cellules dessinées par les lignes forestières. Cette forêt digitée qui s'avance au-delà de l'aire de la forêt dense continue peut quelquefois s'étendre très loin des lisières dans la savane. Dans certains pays de plateaux où l'érosion est active,



Pl. 7. — Types de paysages caténiques : *a*, Forêt digitée; *b*, Forêt tachetée; *c*, Fourrés tigrés; *d*, Fourrés ocellés; *e*, Fourrés littoraux.

l'extrémité des fines ramifications aboutit à un cirque d'érosion boisé. De nombreux noms ont été déjà utilisés pour ce paysage : forêt dendritique, en bois de renne, forêt algue.

Forêt tachetée. — Dans les paysages précédents la forêt dense occupait toutes les parties creusées par l'érosion remontante. Quelquefois au contraire la forêt forme des plaques plus ou moins grandes sur les parties hautes du relief, à l'intérieur des cellules dessinées par le réseau des rivières et des thalwegs des vallons affluents. Les pentes des cellules sont garnies d'une savane herbeuse et les thalwegs sont marqués par de minces galeries forestières, ou de simples bandes d'arbustes.

La forêt tachetée peut être une forêt dense ou une forêt claire, ou des fourrés. Quelquefois aussi les deux paysages coexistent : forêt (ou fourré) tachetée et forêt digitée sur sables blancs (entre le rio Branco et Manaos — Amazonie).

Fourrés tigrés. — Paysage fréquent dans la région de transition Soudan/Sahel. Les fourrés sont disposés en lignes ou bandes étroites parallèles, parfois plus ou moins concentriques, séparées par des bandes de sol nu. L'aspect d'ensemble est celui d'une peau de tigre. Les explications qui ont été données de ces très curieux dessins ne sont pas parfaitement convaincantes. Les fourrés tigrés se voient sur des collines mais aussi dans des terrains absolument plats.

Le « miombo » de l'Afrique australe est une mosaïque de formations

où le genre *Brachystegia* est particulièrement bien représenté, où se mêlent surtout des forêts claires mais aussi ces deux termes extrêmes, la forêt sèche dense et la savane boisée.

Il y a aussi des paysages végétaux caténiques où des types de végétation se succèdent régulièrement en liaison avec des variations de la nature du sol perceptibles avec les variations topographiques. Nous en donnerons plus loin des exemples.

Enfin les formations végétales se présentent ordinairement sous forme continue sur des étendues plus ou moins grandes, mais elles peuvent être aussi très discontinues. Cas des fourrés par exemple, tantôt continus, mais parfois coupés de nombreuses taches ou bandes de sol nu (cas des fourrés tigrés, alignés, ocellés, tachetés). Il s'agit là encore non pas de formations différentes, il n'y en a qu'une, le fourré, mais de paysages de fourrés discontinus dont les causes peuvent être diverses.

D'une façon générale il faut séparer la conception de la « formation végétale », unité de végétation, de celles « des paysages végétaux » constitués de « mosaïques », c'est-à-dire d'assemblages de parcelles couvertes de formations diverses ou encore des paysages dus à l'excessif morcellement d'une formation unique.

Fourrés striés. — Connus sur le littoral du Ghana (région d'Accra-Winneba). Les bandes de fourrés sont alignées et parallèles dans les savanes herbeuses côtières. Il est possible qu'il s'agisse d'un effet des feux de brousse poussés par un vent marin du sud-ouest de direction constante.

Fourrés ocellés. — Le fourré est criblé de petites taches blanches circulaires qui correspondent à de grandes termitières érodées, régulièrement réparties. Aucune végétation ne s'installe sur cette terre à termitière. Les fourrés ocellés se voient dans les régions de fourrés tigrés de sorte qu'il est vraisemblable qu'une relation existe entre la présence de ces termitières et la formation de l'aspect tigré.

Fourrés mouchetés. — Le fourré est découpé en très petites taches sans orientation spéciale, séparées par des taches de sol nu.

Fourré ridé littoral. — Bandes de fourrés parallèles au rivage proche séparées par des bandes herbacées marécageuses. Elles correspondent à d'anciennes lignes du rivage.

Fourré littoral. — Bande arbustive suivant les plages. Derrière elle, s'étendent des savanes herbeuses inondables, des marécages, ou des lagunes.

Savane a boqueteaux. — Déjà décrite. Correspond selon nous surtout à un mode de progression de la flore forestière dans la savane herbeuse sur les lisières de la forêt.

Savane a termitières arbustives/arborées. — Déjà décrite. Vue d'avion la savane paraît criblée de petites taches régulièrement distribuées généralement entourées d'une auréole blanche. Correspond à des zones d'inondation en période des crues, la végétation forestière ne survit que sur les buttes des grandes termitières.

Savane des ésobés. — Savane herbeuse des clairières ouvertes dans la forêt dense humide congolaise.

Types de paysages caténiques et hydromorphiques

Mosaïques de végétation.
Galeries forestières.
Forêt vallicole.
Bois de ravins.
Forêt digitée.
Forêt (Fourré) tachetée.
Fourrés tigrés.
Fourrés striés.
Fourrés ocellés.
Fourrés mouchetés.
Fourré ridé littoral.
Fourré littoral.
Savane à boqueteaux.
Savane à termitières arbustives arborées.
Savane des ésobés.

PROJET DE CLASSIFICATION DES FORMATIONS VÉGÉTALES TROPICALES

J'ai résumé dans un tableau en deux parties un projet de classification qui découle des considérations précédentes. Dans la première j'ai simplement écrit les principaux types de formations avec quelques exemples très généraux. Ils sont présentés dans le même ordre de la recommandation de Yangambi, et avec la même nomenclature, sauf les modifications et additions dont j'ai montré l'opportunité. Dans la deuxième jai développé en quelque sorte la première, en donnant type après type des exemples à base nomenclaturale floristique et géographique choisis ou simplement glanés dans le Monde tropical.

C'est en établissant de semblables tableaux que l'on se heurte à de multiples difficultés et que l'on constate combien est grand le défaut de documentation en matière de phytogéographie descriptive. Par expérience personnelle on ne peut tous les connaître. Il faut bien pour une classification à l'échelle mondiale puiser dans la bibliographie. Elle est terriblement incomplète. Quelquefois les indications les plus simples sur la structure et le rythme de la feuillaison manquent. Quant à la composition floristique, les informations qui sont quelquefois données sont le plus souvent sans portée phytosociologique, consistant dans de simples listes d'espèces. Il est alors impossible de désigner rationnellement des espèces, genres ou familles particulièrement caractéristiques et qui peuvent être choisis pour la désigner.

Le projet que nous présentons n'a donc qu'une valeur d'indication. Il ouvre des cadres qu'il faudrait remplir et propose des noms qui demanderont parfois d'être confirmés par ceux qui connaissent directement les formations en cause. Mais déjà si incomplet et imparfait qu'il soit, il montrera l'extrême complication floristique et physionomique de la végétation tropicale, et de la nécessité pour y voir plus clair de s'entendre entre phytogéographes sur des définitions, une terminologie, et une classification. Tous les noms — ou presque — relatifs à des sous-types cités dans le tableau ont déjà été publiés dans la littérature phytogéographique.

I. TABLEAU GÉNÉRAL DE CLASSIFICATION DES FORMATIONS VÉGÉTALES TROPICALES

A. FORMATIONS FORESTIÈRES FERMÉES

TYPES CLIMATIQUES	PRINCIPAUX SOUS-TYPES GÉOGRAPHIQUES ET FLORISTIQUES	TYPES ÉDAPHICO-CLIMATIQUES
Forêts.		
FORÊTS DE BASSE ET MOYENNE ALTITUDE.		
Forêt dense humide sempervirente.	Forêt guinéo-congolaise.	Mangrove.
	Forêt malgache orientale.	Forêt marécageuse et Palmeraie marécageuse.
	Forêt amazonienne.	Forêt périodiquement inondée.
	Forêt indo-malaise à Diptérocarpacées.	Forêt ripicole.
	Forêt queenslandaise à Protéacées, Myrtacées et *Araucaria*.	Forêt sur sables blancs.
Forêt dense humide semi-décidue.		
Forêt dense sèche sempervirente.	Forêt australienne d'*Eucalyptus*.	
Forêt dense sèche semi-décidue.		
Forêt dense sèche décidue.		
FORÊTS DE HAUTE ALTITUDE.		
Forêt dense humide sempervirente.	Forêt résineuse brésilienne d'*Araucaria angustifolia*.	
Forêt dense sèche de montagne.	Forêt mexicaine de pins-chênes.	
Forêt de bambous.		
BOIS-FOURRÉS, FORÊTS BASSES, FOURRÉS.		
de basse et moyenne altitude.		
de montagne.		

B. FORMATIONS MIXTES FORESTIÈRES ET HERBACÉES (GRAMINÉENNES) ET FORMATIONS HERBACÉES (GRAMINÉENNES)

TYPES CLIMATIQUES	PRINCIPAUX SOUS-TYPES GÉOGRAPHIQUES ET FLORISTIQUES	TYPES ÉDAPHICO-CLIMATIQUES
Landes.		
Savanes.		
Forêt claire.	Forêt claire africaine australe à Légumineuses. Forêt claire indo-birmane à Diptérocarpacées.	
Savane boisée et	africaine soudano-zambézienne.	
Savane arbustive.	brésilienne (campos cerrados).	
Savane arborée.	Savane-verger africaine. Savane-palmeraie.	
Savane à boqueteaux.		
Savane à épineux.		
Savane herbeuse.		
Steppes.		
Steppe arborée et / ou arbustive.		
Steppe buissonnante.		
Steppe succulente.		
Steppe herbeuse et / ou graminéenne.		
Prairies.		
Prairie altimontaine.		
Prairie aquatique.		
Prairie marécageuse.		

II. SOUS-TYPES GÉOGRAPHIQUES ET FLORISTIQUES

Forêts de basse et moyenne altitude.

FORÊT DENSE HUMIDE SEMPERVIRENTE :

— Forêt guinéo-congolaise : Forêt à grandes Légumineuses, Forêts à *Turreanthus* (Côte-d'Ivoire), Forêt à *Lophira* et *Saccoglottis* (Cameroun), Forêt à *Aucoumea* et *Saccoglottis* (Gabon), Forêt à *Dialium* et *Desbordesia* (Gabon), Forêt à *Gilbertiodendron Dewevrei* (Congo), Forêt à *Brachystegia Laurentii* (Congo), Forêt à *Scorodophleus Zenkeri* (Congo), Forêt à futaie claire et sous-bois dense de Marantacées (Haute Sangha), Palmeraie d'*Elaeis guineensis*.

— Forêt malgache orientale : Forêt littorale sur sables à *Cycas* et *Afzelia bijuga*.

— Forêt subtropicale à Oléacées et *Podocarpus* (Knysna-Afrique du Sud).

— Forêt amazonienne à Lécythidacées, Légumineuses et Humiriacées : Forêt à *Vouacapoua*, Forêt à Vochysiacées; Forêt guyanaise à *Eschweilera* et *Licania;* à *Eschweilera* et *Dicymbe;* à *Goupia*, *Swartzia* et *Aspidosperma;* à *Ocotea Rodiaei*.

— Forêt (versant) atlantique de l'Amérique centrale : Forêt à *Dialium* et *Terminalia amazonica* (Mexique), Forêt à *Brosimum alicastrum* (Mexique), Forêt à *Pentaclethra macroloba* (Costa-Rica).

— Forêt (versant) pacifique de l'Amérique centrale : Palmeraie à *Orbignya guacuyule* (Mexique).

— Forêt indo-malaise à Diptérocarpacées : Forêt à Diptérocarpacées, Lauracées et *Mesua ferrea* (Inde, Ceylan), Forêt à Diptérocarpacées et Magnoliacées (Assam), Forêt à Diptérocarpacées (Malaisie), Forêt à *Eusideroxylon zwageri* (Bornéo).

— Forêt queenslandaise à Protéacées, Myrtacées et *Araucaria* (Australie).

— Forêt néo-calédonienne : à *Agathis*, *Montrouziera* et *Araucaria balansae*, Forêt à futaie claire de *Spermolepis gummifera* et sous-bois sclérophylle, Forêt à *Agathis ovata* et *Casuarina Deplancheana*.

FORÊT DENSE HUMIDE SEMI-DÉCIDUE :

— Forêt guinéo-congolaise : Forêt à Malvales et Ulmales; Forêt à Ulmacées, Sterculiacées, Sapotacées et Méliacées (Oubangui-Sangha); Forêt à *Cynometra Alexandrii* (Congo).

— Forêt des llanos occidentaux (Venezuela) : Forêt à *Bombacopsis*, *Piratinera* et *Schellea*.
— Forêt du rio Branco à *Cordia* et *Centrolobium*.
— Forêt yucatèque à *Nispero achras* sur calcaires (Mexique).
— Forêt sino-indo-birmane à Lauracées et Méliacées (Yunnan).

Forêt dense sèche sempervirente :

— Forêt australienne d'*Eucalyptus*.

Forêt dense sèche semi-décidue :

— Forêt malgache occidentale.
— Forêt tucumano-bolivienne à Légumineuses (p).
— Forêt ceylanaise à *Manilkara hexandra*, *Chloroxylon* et *Drypetes sepiaria*.

Forêt dense sèche décidue :

— Forêt malgache du sud-ouest à Euphorbes arborescentes et *Adansonia*.
— Forêt kalaharienne à *Baikiaea plurijuga*.
— Forêt des llanos centraux (Venezuela).
— Forêt à *Bursera* (Mexique), à *Juliana adstringens* (Mexique), Forêt basse de la côte pacifique (Mexique).
— Forêt du Chaco (chaquéenne) à Légumineuses et *Schinopsis*.
— Forêt indienne à *Tectona* (teck) et *Shorea robusta*.
— Forêt indienne à *Shorea robusta*, *Anogeissus*, *Hardwickia* et *Terminalia*.

Types édaphico-climatiques.

— Mangrove : à *Rhizophora*, à *Avicennia*, à *Bruguiera*, à *Conocarpus*, etc...
— Forêt littorale à *Barringtonia* (Malaisie).

— Forêt marécageuse et Palmeraie marécageuse :
— Afrique : à *Pandanus*, à *Raphia* spp., à *Syzygium*, à *Mitragyne*, à *Alchornea cordifolia*, à *Symphonia globulifera*, etc...
— Amérique : à *Virola surinamensis*, à *Hura crepitans*, à *Pterocarpus draco*, à *Symphonia globulifera*, à *Drepanocarpus lunatus*, à *Mora excelsa* (Guinée), à *Carapa guianensis* (Guyane), etc...
— Forêt igapo (Brésil).
— Malaisie : à *Melaleuca leucadendron*, Palmeraie marécageuse à *Metroxylon* (Moluques, Nouvelle Guinée).
Forêt tourbeuse (peat forest).

— Forêt périodiquement inondée :

— Afrique : à *Guibourtia Demeusii* et *Ubanguia*, à *Xylopia elhiopica*, à *Cynometra*.

— Amérique : varzea haute du bas rio Negro à Légumineuses et Annonacées, varzea à *Eulerpe oleracea* (Amazonie), Palmeraie à *Scheelea Liebmanii* (Vera Cruz), à *Roystonea* et *Pachira aquatica* (Vera Cruz), à *Bravaisia intergrerrina* (Mexique), à *Symphonia*, *Tabebuia* et *Eulerpe* (pégasse de Guyane), Palmeraie à *Manicaria saccifera* (Guyane), à *Iryanthera-Tabebuia* (Guyane), à *Clusia fockeana* (Guyane), à *Mauritia flexuosa* (Guyane).

— Malaisie : à *Vatica Wallichii*, à *Shorea albida* (Bornéo).

— Cambodge : à *Homalium brevidens* et *Hydnocarpus anthelminthica*.

— Forêt (et frange forestière) ripicole :

— Afrique : à *Oxystigma*, à *Uapaca Heudelotii*, à *Irvingia*, à *Manilkara*, à *Wildemaniodoxa*, à *Zeyherella longepedicellata*, à *Phoenix reclinata* et *Sesbania sesban* (lac Edouard).

— Amérique : à *Mora excelsa* (Guyane), à *Eperua leucantha*, à *Carapa guianensis*, à *Mauritia minor* (Venezuela), à *Cecropia spp.*, à *Mauritia flexuosa*.

— Malaisie : à *Dipterocarpus oblongifolius*.

— Forêt sur sable blanc :

— Amérique : à *Eperua falcata* et *Dimorphandra* (Wallaba forest, Guyane).
Forêt basse à *Humiria* (Guyane brésilienne).

— Malaisie : à *Dacrydium* et *Casuarina* (Heath forest).

Forêts de haute altitude.

Forêt dense humide sempervirente (et semi-décidue) de montagne :

— Forêt afromontagnarde orientale : Forêt à *Podocarpus*, Forêt à *Croton megalocarpa* (Kenya), Forêt à *Aphloia* et *Maesa* (Nyasaland), Forêt à *Hagenia abyssinica* et Ombellifères (Congo), Forêt à bruyères arborescentes (*Philippia* et *Erica*), Forêt à *Macaranga neomildbraedia* (Congo).

— Forêt andine : Forêt à *Podocarpus*, Forêt tucumanienne à Myrtacées.

— Forêt brésilienne à *Araucaria angustifolia*.

— Forêt mexicaine semi-décidue à *Liquidambar*, Forêt de *Quercus spp.* (Mexique, Costa Rica).

— Forêt malaise montagnarde : Forêt moussue à *Eugenia*

et *Vaccinium*, Forêt à *Agathis* (Célèbes, Nouvelle Guinée, Moluques), Forêt à *Lithocarpus Havilandii* (Bornéo).
— Forêt à Lauracées des sholas (Inde, Ceylan).
— Forêt hawaïenne à *Metrosideros polymorpha*.
— Forêt néo-calédonienne à *Araucaria Humboldtensis*.

Forêt dense sèche de montagne :

— Forêt afromontagnarde orientale à résineux : Forêt à *Juniperus procera* et *Olea chrysophylla*, Forêt à *Podocarpus* et *Ocotea*, Forêt à *Widdringtonia Whytei* (Nyasaland), Forêt à *Newtonia Buchananii*.
— Forêt mexicaine de pins-chênes.
— Forêt tucumano-bolivienne à Légumineuses (p).
— Forêt himalayenne à *Pinus Roxburghii*.

Forêt de bambous :

— Bambuseraie afromontagnarde d'*Arundinaria alpina*, Bambuseraie himalayenne à *Arundinaria racemosa*.

Bois fourrés, forêts basses, fourrés.

De basse et moyenne altitude :

— Afrique : Fourrés décidus à *Combretum* et Papilionées (N. Rhodesia), Fourrés à *Commiphora* (N. Rhodesia), Fourrés littoraux à *Chrysobalanus*, Fourrés subtropicaux sclérophylles du Cap, Fourrés à *Acacia delinens* (Angola), Fourrés kalahariens à *Cryptosepalum*, Fourrés à *Strychnos ligustroides* (Angola), Fourrés à *Combretum micranthum* (Soudan).
— Madagascar : Bois fourrés à Didiéracées et Euphorbes.
— Amérique : Fourrés sur sable blanc du haut rio Negro à *Aldina* et Broméliacées, Bois fourrés sur sable blanc à *Aldina discolor* et *Campsoneura debilis* du rio Uaupes, Fourrés périodiquement inondés à *Haematoxylon campechianum* (Yucatan), Bois fourrés décidus à Cactées de la catinga brésilienne et vénézuelienne, Bois fourrés décidus à Cactées, Légumineuses, Bignoniacées des côtes caraïbes (espinares), Fourrés à *Proposis juliflora* et Cactées (Haïti), Fourrés sur sables blancs à *Clusia fockeana*, à *Humiria* (Guyane).
— Asie : Bois-fourrés à *Albizzia amara* et *Chloroxylon* (Inde), Forêts basses à *Anogeissus pendula* (Inde).
— Australie : Fourrés à *Acacia aneura* (mulga), à *Eucalyptus*.
— Nouvelle Calédonie : Fourrés sur serpentine, Fourrés à *Acacia spirorbis*, Fourrés à *Hibbertia* et *Stenocarpus*.

De haute altitude :

— Afrique orientale : Fourrés d'Éricacées, Fourrés à Acanthacées, Fourrés sclérophylles à *Newtonia Buchananii* Fourrés à *Cornus* et *Agauria* sur laves, Forêt basse à *Néo-boutonnia macrocalyx* et *Mimulopsis arborescens* (Congo), Forêt basse sclérophylle à *Myrica salicifolia* et *Bersama ugandensis* (Congo), Fourrés à *Grewia* et *Carissa*, Fourrés à Alchémilles, Séneçons et Lobélias géants, Fourrés à *Helichrysum* et Lobélias géants, Bois-fourrés de Séneçons (Ruwenzori).

— Madagascar : Fourrés à Ericacées et Composées, Fourrés à *Uapaca Bojeri* (tapia) et Éricacées, Bois fourrés à Chlénacées.

— Amérique : Fourrés andins de *Polylepis* et d'*Alnus*.

— Bornéo : Fourrés de Rhododendrons.

— Nouvelle Calédonie : Fourrés sclérophylles à Myrtacées et Cunoniacées ombelliformes, Fourrés à *Dacrydium araucarioides*.

Landes.

— Nouvelle Calédonie : Fougeraie à *Pteridium aquilinum*, lande à *Eriaxis rigida* et géophytes.

Savanes.

Forêt claire :

— Forêt claire africaine australe à Légumineuses : Forêt à *Brachystegia*, *Jubernardia* (miombo), Forêt à *Marquesia*, Forêt à *Colophospermum mopane* (mopani); Forêt à *Baikiaea plurijuga* sur sable; Forêt à *Burkea*, *Guibourtia*, *Baikiaea;* Forêt à *Erythrophleum*.

— Forêt claire africaine soudanienne : Forêt à *Isoberlinia* et *Uapaca*, Forêt à *Anogeissus*, Forêt à *Boswellia*.

— Forêt claire sclérophylle montagnarde à *Myrica salicifolia* (Congo).

— Forêt claire montagnarde mexicaine de pins, de *Juniperus*.

— Forêt claire mexicaine de chênes.

— Forêt claire indo-birmane à Diptérocarpacées : à *Dipterocarpus tuberculatus;* à *Dipterocarpus obtusifolius;* à *Pentacme suavis* et *Shorea obtusa;* à *Dipterocarpus* et *Terminalia tomentosa*.

— Forêt claire australienne à *Callitris*.

— Forêt claire montagnarde à *Casuarina junghuhniana* (Java), Forêt claire montagnarde de pins (Philippines, Sumatra).

SAVANE BOISÉE ET SAVANE ARBUSTIVE :

— Savane boisée soudano-zambézienne : à *Lophira*, à *Terminalia*, à *Combretum*, à *Monotes*, à *Burkea*, à *Parinari*, à *Bombax costatum*, à *Hymenocardia acida*, à *Cussonia angolensis*, etc...
— Savane arbustive des llanos à *Curatella* (Venezuela); savane arbustive à *Brysonima crassifolia* et à *Curatella*.
— Savane boisée brésilienne (campos cerrados).
— Savane à *Melaleuca leucadendron* (Nouvelle Calédonie).
— Savane-verger africaine : *Butyrospermum Parkii* (Soudan); à *Faidherbia albida* (Soudan); à *Parkia* (Soudan).

SAVANE ARBORÉE ET SAVANE PALMERAIE :

— Afrique : à *Borassus*; à *Daniellia*; à *Acacia*.
— Madagascar : à *Medemia*; à *Hyphaene shatan*.
— Amérique : à *Copernicia australis*; à *Mauritia*, à *Copernicia tectorum* (Venezuela); à *Copernicia cerifera*; à *Sabal mexicana* (Vera Cruz).

SAVANE A BOQUETEAUX :

— Llanos du Venezuela.

SAVANE A ÉPINEUX :

— à *Prosopis spicigera* (Inde); à *Acacia Sieberiana* (Congo); à *Acacia campylacantha* (Afrique).

SAVANE HERBEUSE :

— Afrique : à *Imperata*; à *Pennisetum purpureum;* à *Themeda triandra* (Afr. du Sud); à *Hyparrhenia;* à *Andropogon;* etc...
— Amérique : à *Trachypogon* (Venezuela), etc...

Steppes.

STEPPE ARBORÉE ET / OU ARBUSTIVE :

— Afrique occidentale : à *Acacia senegal;* à *Commiphora africana;* à *Acacia Raddiana*
— Afrique australe : à *Acacia Giraffae;* à *Acacia Karroo;* à Euphorbes.
— Afrique du sud-ouest : à *Welwitschia.*
— Amérique : à *Larrea divaricata* et Cactées (Mexique, Monte argentin); Palmeraie à *Brahea dulcis* (Mexique); steppe halophile à *Suaeda* et *Atriplex* (Mexique).

- Asie : à *Albizzia amara*, *Acacia*, *Anogeissus pendula* et *Prosopis spicigera* (Inde).

STEPPE BUISSONNANTE :

— Australie : à *Triodia (spinifex).*

STEPPE SUCCULENTE :

— Afrique : à *Pachypodium namaquanum* (S. W. africain), Karroo.
— Amérique : à Cactées; à *Neobux-baumia lelelzo* (Mexique); à Broméliacées; à Agaves; à *Nolina*; à Dasylirions; à *Fouquiera*; à *Lemaireocareus Thurberi*; à *Yucca filifera*; à *Yucca decipiens*; à *Yucca periculosa.*

STEPPE HERBACÉE ET/ OU GRAMINÉENNE :

— Afrique : à *Slipa*, à *Chrysopogon Aucheri*; à *Trachypogon Thollonii* (Congo); à *Loudetia Demeusii* (Congo); à *Loudelia simplex* (Congo); à *Loudelia arundinacea* (Congo).
— Amérique : Andes : puna.
Mexique : à *Bouleloua gracilis*, à *Hilaria mutica.*

Prairies.

PRAIRIE ALTIMONTAINE :

— Amérique : Andes : paramo, puna.
— Afrique : à *Fesluca abyssinica*; à *Agroslis isopholis* et *Lobelia mildbraedii*; Forêt-Prairie : à *Lobelia* et *Senecio* géants.
— Nouvelle Calédonie : à *Xeronema moorei* et *Greslania circinnata.*

PRAIRIE AQUATIQUE :

— Afrique : à *Echinochloa pyramidalis.*
— Amérique : à *Typha.*

FORMATIONS HERBEUSES DES PLAGES à *Ipomoea pes-caprae.*

PRAIRIE MARÉCAGEUSE :
— Afrique : à *Cyperus papyrus* et *Cyclosorus gongylodes*, à *Carex.*
— Amérique : à *Thalia geniculala* (Mexique), à *Heliconia*, à *Montrichardia*, à *Cyperus giganleus*, à *Eichornea.*

BIBLIOGRAPHIE ABRÉGÉE DE LA CLASSIFICATION DES TYPES DE VÉGÉTATION TROPICALE

ACOCKS, J. P. H. — Veld Types of South Africa, S. Afr. Bot. Surv. Mem. (1933).
ADANSON R. S. — The Vegetation of South Africa (1938).
A. E. T. F. A. T. — Carte de la végétation de l'Afrique au sud du tropique du Cancer. Explanatory Notes par Keay R. W. S.
ATKINSON, I. A. E. — Semi-quantitative measurements of canopy composition as a basis for mapping vegetation. Proc. N. Z. Ecol. Soc. (1962).
AUBRÉVILLE, A. — Essai de classification et de nomenclature des formations forestières africaines avec extension du système proposé à toutes les formations forestières du Monde tropical. Rapport présenté à Yangambi. Ined. (1956).
— Climats, Forêts et Désertification de l'Afrique tropicale (1947).
— Aperçus sur la forêt de la Guyane française. Bois, For. Trop. (1961).
— Étude écologique des principales formations végétales du Brésil (1961).
— De la nécessité de fixer une nomenclature synthétique des formations végétales tropicales. Coll. int. C. N. R. S. Toulouse (1961).
— La typologie topographique forestière. Bois, For. Trop. (1955).

BEADLE, N. C. W. The Vegetation and Pastures of Western New South Wales, Sydney (1948).
— et COSTIN, A. B. — Ecological classification and nomenclature. Proc. Lin. Soc. N. S. W. (1954).
BEARD. — Climax vegetation in tropical America. Ecol. (1944).
BEWS, J. W. — Plant forms and their evolution in South Africa. London (1925).
BOUGHEY, PH. D. — The vegetation types of South Rhodesia. Proc. Trans. Rhod. Sc. Ass. (1961).
— The physiognomic delimitation of west Africa vegetation types. West Afr. Sc. Ass. (1957).
BRAUN-BLANQUET, J. — Plant Sociology. The Study of Plant Communities (1932).
BURTT DAVY, J. — A sketch of the forest vegetation and flora of tropical Africa. Emp. For. Journ. (1935).
— The classification of tropical woody vegetation types. Emp. For. Inst. (1938).

CABRERA, A. L. — Esquema fitogeografica de la Republica argentina. Rev. Mus. Ciudad Eva Peron (1953).
CAIN, S. A. — Foundation of Plant Geography. New York (1944).
CHAMPION, H. G. — A preliminary survey of the forest types of India and Burma. Ind. For. Rec. (1936).
— et BRASNETT (N.-V.). — Régions climatiques et végétation. Unasylva (1957).
CHENG, W. C. — Les forêts du Se-Tchouan et du Si-Kang oriental. Toulouse (1939).
CHEVALIER, A. — Biogéographie in de Martonne. Traité de géographie physique (1932).
CLEMENTS, F. E. — Plant succession. Carn. Inst. Wash. (1916).
— Nature and Structure of the Climax. J. Ecol. (1936).
— Plant indicators : the relation of plants communities to process and practise. Carn. Inst. Wash. (1920).
CLOS-ARCADUC. — Étude sur photographies aériennes d'une formation végétale sahélienne ; la brousse tigrée. Bull. I. F. A. N. (1956).
C. S. A. — Phyto Geography. Yangambi (1956).
— Open Forests. Ndola (1959).
CUATRECASAS, J. — Observaciones geobotanicas en Colombia. Trab. Mus. Nac. Cien. Nat. Madrid (1934).
— Aspertos de la vegetation natural de Colombia. Rev. Acad. Colomb. Cienc. Exact. (1956).

Dansereau, P. — Description and Recording of Vegetation on a Structural Baisis. Ecology (1951).
Daubenmire, R. F. — Plants and Environment. A text book of plant autecology. New York (1947).
De Candolle, A. — Géographie botanique raisonnée. Paris (1855).
Devred, R. — Les savanes herbeuses de la région de Mvuazi. Publ. I. N. E. A. C. (1956).
— Sur une expression éco-pondérale de divers types de végétation. C.R. 8e Congr. Int. Bot. Paris (1957).
— La cartographie de la végétation du Congo Belge. Bull. Agr. C.B. (1961).
De Wildemann, E. — Documents pour l'étude de la géo-botanique congolaise. Bull. Soc. Bot. Belg. (1913).
Diels, L., Mildbread, J., Schulze-Menz, G.K. — Vegetationskarte von Afrika. Wildenowia (1963).
Drude, O. — Die Ökologie der Pflanzen. Die Wissenschaft, Bd 50, Braunschweig (1963).
— Die Stellung der physiognomischen ökologie. Bot. Jb. (1914).
— Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart (1890).
Du Rietz, G. E. — Classification and Nomenclature of Vegetation Units. Sv. Bot. Tids. (1936).
— Life forms of terrestrial flowering plants. Acta Phyto. Suecica (1931).
Duvigneaud, P. — Les formations herbeuses (savanes et steppes) du Congo méridional. Natur. belge (1953).
— La Flore et la Végétation du Congo méridional. Lejeunia (1953).

Emberger, L. — Nouvelle contribution à l'étude de la classification des groupements végétaux. Rev. Gén. Bot. (1933).
Engler, A. — Die Pflanzenwelt Afrikas (1910-1925).
Exell, A. W. — La végétation de l'Afrique tropicale australe. Bull. Soc. Roy. Bot. Belge (1957).

Fanshawe, D. B. — The Vegetation of British Guiana. A preliminary review. Imp. For. Inst. Oxford (1952).

Gaussen, H. — Géographie des Plantes (1933), 2e éd. (1954).
— La carte botanique du monde au 1 /1 000 000. C.R. Ac. Sc. (1947).
— Le dynanisme des biocénoses végétales. Coll. int. C.N.R.S. Paris (1950).
Gillman, C. — A Vegetation-Types map of Tanganika Territory. Geogr. Rev. (1941).
Good, R. — The Geography of the Flowering Plants. New York et Toronto (1953).
Gossweiler J. et Mendonça, F. A. — Carta fitogeographia de Angola (1939).
Grisebach, A. — Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Leipzig (1872).

Hedberg, O. — The phytogeographical position of the afro-alpine flore. C.R. Congr. int. Bot. Montréal (1959).
— Features of Afro-alpine plant ecology. Upsala (1964).
— Études écologiques de la flore afro-alpine. Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique (1961).
Heuman, L., Burkart, A. Parodi, L. R., Cabrera, A. L. — La vegetation de la Argentina (1947).
Holmes, C. H. — Les grandes lignes de la répartition des climats et de la végétation à Ceylan. Actes colloque unesco Kandy (1956).
Hosokawa. — On the Nomenclature of Aerosynusiae. Proc. of Seventh. Int. Bot. Congr. Stockholm (1950).
Hueck, K. — Las regiones forestales de sud America. Inst. For. Lat. Am. Merida (1957).
Humbert, H. — Principaux aspects de la végétation à Madagascar. Mém. Acad. malg. (1927).
Humbolt, A. — Essai sur la géographie des plantes. Paris (1805).

Keay, R. W. J. — An Outline of Nigerian Vegetation (1933).
— Montane Vegetation and Flora in the British Cameroons. Proc. Linn. Soc. (1955).
Koechlin, J. — La végétation des savanes du sud de la République du Congo. Montpellier (1961).
Kückler, A. W. — A geographical system of vegetation. Geogr. Rev. (1947).
— A physiognomic classification of vegetation. Ann. Ass. Amer. Geog. (1949).

Lamprecht, H. — Ensayo sobre unas metodes para el Analisis Estructural de los bosques tropicales. Acta Cienti. venezolana (1962).
Lauer, W. — Humide und aride Jahreszeiten in Afrika und Sudamerika und ihre Beziehung zu den Vegetations Gurteln. Bonner Geogr. Abh. (1952).
Lebrun, J. — Esquisse de la végétation du parc national de la Kagera. Bruxelles (1955).
— Études sur la flore et la végétation des champs de lave au nord du lac Kivu (1960).
— La forêt équatoriale congolaise. Bull. Agr. Congo Belge (1936).
— La végétation du Nyiragongo. Parcs Nat. Congo Belge. (1942).
Lebrun, J. et Gilbert, G. — Une classification écologique des forêts du Congo. Publi. INEAC (1954).
Legris, P. — La végétation de l'Inde. Écologie et Flore. Toulouse (1963).
Léonard, J. — Les divers types de forêts au Congo Belge. Lejeunia. (1953).
Lindeman, J. C. — The vegetation of the coastal region of Suriname. Utrecht (1953).

Mangenot, G. — Écologie et représentation cartographique des forêts équatoriales et tropicales humides. Ann. Biolog. (1955).
Meyer, T. — La selva de mirtaceas de « Las Panas ». Opera Lilloana (1963).
Miranda, F. — La vegetacion de Chiapas. Tuxtla Gutierrez (1953).
Miranda, F. et Hernandez, E. — Los tipos de vegetacion de Mexico y su Classificacion. Bol. Soc. Bot. Mexico (1963).
Monod, Th. — Les grandes divisions chorologiques de l'Afrique. Londres (1957).
Mullenders, W. — La végétation de Kaniama (Congo Belge) I.N.E.A.C. (1954).

Perrier de la Bathie, H. — La végétation malgache. Ann. Mus. Col. Marseille (1921).
Phillips, J. F. V. — Some important vegetation communities in the central Province of Tanganika Territory. Journ. Ecol. (1930).
Pichi-Sermolli, R. — Tropical East Africa. UNESCO (1953).
Pidgeon, I. M. — Ecological studies in N.S.W. (1942).
Pole Evans, I. B. — A Vegetation Map ol South Africa.S. Af. Bot. Surv. Mem. (1936).
Prescott, J. A. — The soils of Australia in Relation to Vegetation and Climate. C.S.I.R. (Aust.) (1931).

Raunkiaer, C. — The Life-Forms of Plants and Statistical Plant Geography. Oxford (1934).
Richards, P. W. — Ecological Studies on the Rain Forest of Southern Nigeria.
— The Tropical Rain Forest (1952).
Richards, P. W., Tansley, A. G., Watt, A. S. — The recording of structure, life form and flora of tropical forest communities as a basis for their classification. Journ. of Ecol. (1940).
Robyns, W. — Les territoires biogéographiques du Parc National Albert. Bruxelles (1948).
— Les territoires phytogéographiques du Congo Belge et du Ruanda Urundi (1948).
Rübel, E. — Pflanzengesellschaften der Erde (1930).
Rzedowski, J. — Vegetacion del Estado de San Luis Potosi. Mexico (1961).

Salisbury, E. S. — The standardization of descriptions of plant communities. Journ. of Ecol. (1931).

Scaëtta, H. — Le climat écologique de la dorsale Congo-Nil. Inst. Roy. col. Belg. Bruxelles (1933).

Schantz, H. L. et Marbut, C. F. — Vegetation map of Africa. Amer. Geo. Soc. Research (1923).

Schimper, A. F. W. — Pflanzengeographie auf Physiologischer Grundlage. Iena (1898).

Schimper, Fescher, Groom et Balfour. — Plant geography upon a physiological basis (1905).

Schnell, R. — Contribution à une étude phytosociologique et phytogéographique de l'Afrique occidentale : les groupements et les unités géobotaniques de la région guinéenne. Mém. Inst. franç. Afr. noire, 18 : 41-236 (1952).

— Végétation et Flore des Monts Nimba. (1952).

Schulz, J. P. — Ecological studies on rain forest in northern Suriname. Med. van het bot. Mus. en Herb. van de Rijks. Utrecht (1960).

Stehlé, H. — Essai d'écologie et de géographie botanique (1935).

— La végétation sylvatique de l'archipel Caraïbe. Étude d'écophytosociologie. Montpellier (1947).

Tansley, A. G. et Chipp, T. T. — Aims and methods in the study of vegetation (1926).

Trapnell, C. G., Martin, J. D., et Allan, W. — A vegetation soil of Northern Rhodesia (1948).

Trochain, J. L. — Nomenclature et Classification des milieux végétaux en Afrique française. Paris (1954).

Troup, R. S. — The silviculture of Indian trees (1921).

Troupin, G. — L'application de formules dans le but de caractériser les formations végétales. I.R.S.A.C. (1960).

Universi. de Sao Paulo. — Simposio sobre o Cerrado. Sao Paulo (1963).

U.S.A. Dept. of Agri. — The forests of continental Latin America Washington (1952).

Van Steenis, G. G. G. J. — Outline of vegetation types in Indonesia and some adjacent regions. Proc. of Eighth Pac. Sc. Cong. (1953).

— Tropical lowland vegetation : the caracteristies of its types and their relation to climate. Proc. of Ninth Pac. Sc. Cong. (1958).

— The mountain flora of the Malaysian tropics. Endeavour (1962).

Vidal, J. — La végétation du Laos. Toulouse (1956).

Villar, E. H. del. — Geobotanica. Barcelona (1929).

Virot, R. — La végétation canaque. Lons-le-Saunier (1956).

Warming, E. — Oecology of Plants. An Introduction to the Study of Plant-Communities. Oxford (1909).

Warming, E. et Graebner, P. — Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie (1933).

Warming, Wahl, Groom et Balfour. — Oecology of plants, an introduction to the study of plant communities (1909).

Weaver, J. E. et Clements, F. E. — Plant Ecology. New York (1929).

Webb, L.J. — A physiognomic classification of australian rain forests. Jour. Ecol. (1959).

Weber, H. — Die Paramos von Costa Rica und ihre pflanzengeographische Verkettung mit den Hochanden Südamerikas (1958).

LES SAPOTACÉES PÉRUVIENNES DE LA COLLECTION WURDACK

par A. AUBRÉVILLE

M. John J. WURDACK Acting Curator de la Division de Phanérogamie de la Smithsonian Institution de Washington D.C. a rapporté de son exploration botanique en Amazonie péruvienne accomplie avec le concours financier de « The National Science Foundation » quelques spécimens de Sapotacées qu'il a bien voulu me confier en vue de les identifier. De ces échantillons fleuris, remarquablement conservés, récoltés dans une région botaniquement très peu connue, j'ai cru pouvoir faire les holotypes de plusieurs espèces nouvelles d'*Eremoluma*, de *Prieurella*, *Neoxylhece*, *Pouteria* et *Sarcaulus*. Le remarquable genre amazonien *Sarcaulus* n'était connu jusqu'à présent que par l'espèce très largement répandue *Sarcaulus brasiliense* (Mart.) Eyma. Une seconde espèce existe donc dans le haut Amazone. Une espèce nouvelle de *Prieurella* s'ajoute aux 3 déjà signalées dans la forêt guyano-amazonienne.

Eremoluma Wurdackii Aubr. sp. nov.[1].

Arbre. Rameaux pubescents gris.

Feuilles oblongues ou obovées-oblongues, arrondies au sommet et courtement acuminées, cunéiformes à la base et *décurrentes sur le pétiole*. Limbe coriace, glabre ou glabrescent dessous, de 8-16 cm long sur 4-7 cm large. 8-12 paires de nervures latérales, saillantes dessous, tracées jusqu'à la marge qu'elles atteignent tangentiellement. Réseau des nervilles et veinules finement maillé, et saillant sur les 2 faces, surtout sur la face inférieure. Pétiole 1-2 cm, finement pubescent.

1. **Eremoluma Wurdackii** Aubr. sp. nov.

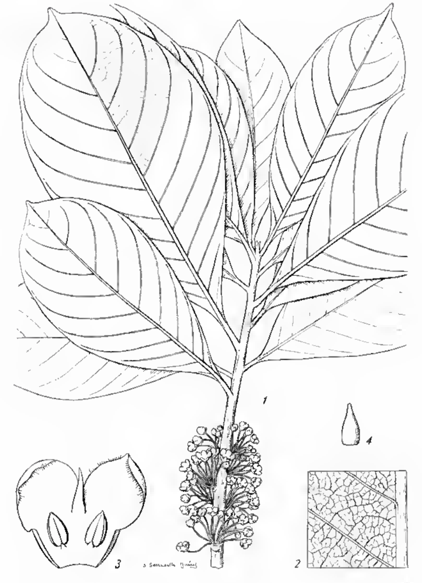
Arbor. Rami pubescentes, cinerei.

Folia oblonga vel obovato-oblonga, apice rotundata et breviter acuminata, basi cuneiformia et decurrentia petiolo. Lamina coriacea, glabra vel glabrata subtus, 8-16 cm longa, 4-7 cm lata. Nervi laterales 8-12 jugi, subtus prominentes, usque ad marginem conspicui, marginem per oblique attingentes. Reticulum nervulorum venulorumque tenuissimum, utraque pagina, praesertim inferiore, prominens. Petiolus 1-2 cm, tenuiter pubescens.

Flores fasciculati e vetero ligno orti.

Pedicelli 10-13 mm, glabri vel subglabri. Sepala 5, 1, 5-2 mm longa, utraque pagina paulum pubescentia. Corolla lobis 5, suborbiculatis, concavis, 2, 5-3 mm longis, marginibus ciliatis. Tubus brevis, 1, 5-2 mm longus, crassus. Stamina 5, filamentis brevissimis, ad 0,5 mm longis, fere in tubi medio inserta. Antherae 1,5 mm longae, latere dehiscentes. Staminodia 5, 2-3 mm longa, subulata. Ovarium glabrum stylo brevi productum, 1-loculare, 1-ovulatum.

Fructus ignotus.



Pl. 1. — *Eremoluma Wudackii* Aubr. : 1, rameau florifère × 2/3; 2, détail de la nervation; 3, fragment de corolle × 6; 4, pistil × 6.

Fleurs en fascicules sur le vieux bois.

Pédicelles 10-13 mm, glabres ou presque. Sépales 5, de 1,5-2 mm long, un peu pubescents sur les 2 faces. Corolle à 5 lobes suborbiculaires, concaves, de 2,5-3 mm long, à bords ciliés. Tube court, 1,5-2 mm long, épais. Etamines 5 à très courts filets de moins de 0,5 mm long, insérées sur le tube à mi-hauteur environ. Anthères de 1,5 mm, à déhiscence latérale. Staminodes 5, de 2-3 mm long, subulés. *Ovaire glabre* surmonté d'un court style. *Une seule loge uniovulée.*

Fruit inconnu.

Matériel étudié :

Wurdack n° 2333 Holotype. Tree 25 m, with copious milky latex. Flowers cream. Rain forest on lower north slopes of Cerras Campanquiz at Pongo de Manseriche, right bank of Rio Maranon, 300-550 m (fl. oct.); 2478. Tree 30 m. Flowers white. Forested ridge on right bank of Rio Santiago, 3-4 km above mouth, 300-350 m (fl. oct.).

Eremoluma peruviensis Aubr. sp. nov. [1].

Petit arbre.

Feuilles oblongues, atténuées au sommet, acuminées (1-1,5 cm long), cunéiformes à la base, décurrentes sur le pétiole, glabres. Limbe 7-14 cm long sur 3-6 cm large. Environ 10 paires de nervures secondaires saillantes dessous, réunies près de la marge. Réseau des nervilles et veinules finement saillant sur les deux faces. Pétiole 1-1,5 cm long.

Fascicules de fleurs sur les rameaux jeunes. Pédicelles grêles, 2 à 2,5 cm long, glabres. Calice à 5 sépales glabres, longs de 1,5-2 mm. Corolle à 5 lobes suborbiculaires de 3,75-4 mm long; tube très court 1,5-1,75 mm. Etamines 5, à très courts filets (0,5 mm long), insérées un peu en dessous du niveau de la commissure des lobes. Anthères, 1,25 mm, à déhiscence latérale. Staminodes 5, subulés, longs de 2,5-3 mm. Ovaire glabre à 1 loge uniovulée. Style très court.

Fruit inconnu.

Matériel étudié :

Wurdack n° 2363. Holotype. Tree 15 m, with milky latex. Flowers white. Rain forest on lower north slope of Cerros Campanquiz at Pongo de Manseriche, right bank of Rio Maranon, 300-550 m. (fl. Oct.).

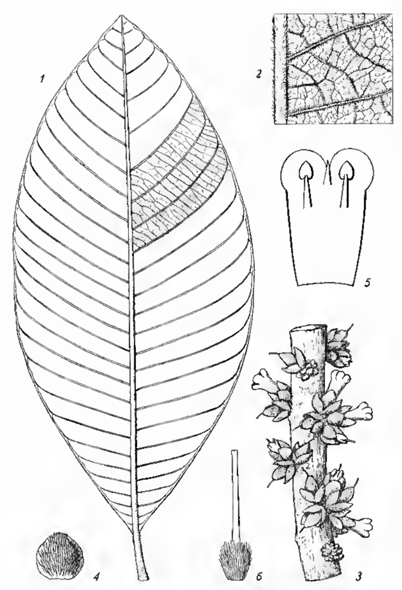
1. **Eremoluma peruviensis** Aubr. sp. nov.

Arbor parva.

Folia oblonga, apice attenuata, acuminata (1-1,5 cm longa), basi cuneiformia, decurrentia petiolo, gabra. Lamina 7-14 cm longa, 3-6 cm lata. Nervi secundarii fere 10-jugi, subtus prominentes, propre marginem connecti. Reticulum nervulorum venulorumque utraque pagina tenuiter prominens. Petiolus 1-1,5 cm longus.

Flores fasciculati e ramis novis orti. Pedicelli graciles, 2-2,5 cm longi, glabri Calyx sepalis 5, glabris, 1,5-2 mm longis. Corolla lobis 5, suborbiculatis, 3,75-4 mm longis; tubus brevissimus, 1,5-1,75 mm longus. Stamina 5, filamentis brevissimis (0,5 mm longis), paulo infra loborum commissuram inserta. Antherae 1,25 mm longae, dehiscentia laterali. Staminodia 5, subulata, 2,5-3 mm longa. Ovarium glabrum, 1-loculare, 1-ovulatum. Stylus brevissimus.

Fructus ignotus.



Pl. 2. — *Pouteria Wurdackii* Aubr. : **1**, feuille × 2/3; **2**, détail de la nervation; **3**, rameau florifère (fragment) × 2/3; **4**, bractée × 6; **5**, fragment de corolle × 2; **6**, pistil × 2.

Neoxythece Wurdackii Aubr. sp. nov. [1].

Arbre. Jeunes rameaux presque glabres.

Feuilles oblancéolées, atténuées ou arrondies au sommet, non acuminées, décurrentes sur le pétiole. Limbe 4-6 cm long sur 1,5-2 cm large, glabre, très coriace, gris verdâtre clair dessous. 8-10 paires de nervures secondaires non saillantes, peu visibles. Nervures et nervilles sur du matériel sec sont imprimées dans le limbe en dessous. Pétiole, 8-10 mm long.

Fascicules de fleurs sur les rameaux âgés. Pédicelles ± 5 mm. Calice glabre ou presque, à 5 sépales soudés sur la moitié de leur longueur, la partie libre longue de 1-1,25 mm. Corolle à 5 lobes largement ovés, de 1 mm long; tube 1-1,25 mm long. Etamines 5, à très courts filets de moins de 0,5 mm insérés un peu en dessous de la commissure des lobes; anthères 0,75 mm, à déhiscence latérale. Staminodes 5, en forme de petits mamelons de 0,5 mm environ, insérés à la même hauteur que les filets des étamines. Ovaire velu, à 2 loges uniovulées.

Fruit inconnu.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ :

Wurdack nº 2409. Holotype. Tree 25 m, with copious milky latex. Flowers cream. Forested ridge on right bank of Rio Santiago, 2-3 km above mouth, 300-350 m. (fl. Oct.),

Espèce affine des espèces de *Neoxythece* à petites feuilles oblongues-oblancéolées : *N. Schulzii* Aubr., *N. dura* (Eyma) Aubr. et Pellegr.; *N. amazonica* (Krause) Aubr., toutes espèces imparfaitement connues.

Pouteria Wurdackii Aubr. sp. nov. [2].

Bourgeons terminaux et jeunes rameaux densément velus. Feuilles oblongues, très courtement acuminées, à base cunéiforme. Limbe attei-

1. **Neoxythece Wurdackii** Aubr. sp. nov.

Arbor. Rami novi fere glabri.

Folia oblanceolata, apice attenuata vel rotundata, non acuminata, decurrentia petiolo. Lamina 4-6 cm longa, 1,5-2 cm lata, glabra, maxime coriacea, subtus dilute cinereo-subviridis. Nervi secundarii, 8-10 jugi, non prominentes, parum conspicui. Nervi nervulique in sicco in lamina subtus impressi. Petiolus 8-10 mm longus.

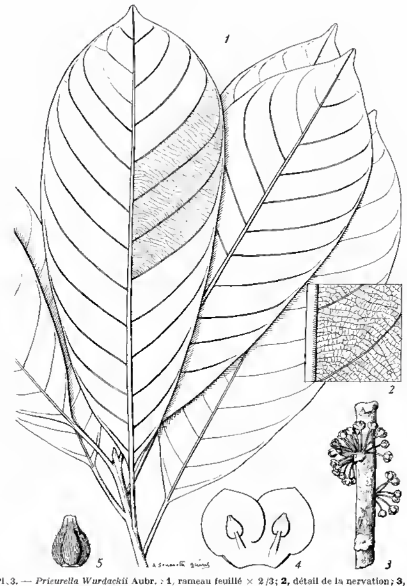
Flores fasciculati e ramis veteribus orti. Pedicelli ± 5 mm. Calyx glaber vel subglaber, sepalis 5, in parte media inferiore connatis, parte libera 1-1,25 mm longa. Corolla lobis 5, late ovatis, 1 mm longis; tubus 1-1,25 mm longus. Stamina 5, filamentis brevissimis ad 0,5 mm, paulo infra loborum commissuram insertis; antherae 0,75 mm longae, dehiscentia laterali. Staminodia 5, papilliformia, fere 0,5 mm, ex aequo cum staminorum filamentis inserta. Ovarium villosum, loculis 2, 1-ovulatis.

Fructus ignotus.

2. **Pouteria Wurdackii** Aubr. sp. nov.

Gemmae terminales sicut rami novi dense villosi.

Folia oblonga, brevissime acuminata, basi cuneiformia. Lamina ad 30 cm longa, 14 cm lata. Nervi secundarii fere 30-jugi, usque ad marginem conspicui, subtus prominentes. Reticulum nervulorum parallelorum fere angulo recto in nervis secundariis



Pl. 3. — *Prieurella Wurdackii* Aubr. : **1**, rameau feuillé × 2/3; **2**, détail de la nervation; **3**, rameau florifère (fragment) × 2/3; **4**, fragment de corolle × 6; **5**, pistil × 6.

gnant 30 cm long sur 14 cm large. Environ 30 paires de nervures secondaires marquées juqu'à la marge, *proéminentes dessous*. Réseau de nervilles parallèles sensiblement perpendiculaires aux nervures secondaires, *très saillantes* dessous, réunies par des veinules saillantes. Nervures et nervilles velues brunâtre dessous. Pétiole velu, environ 2,5 cm long.

Fleurs *sessiles* sur des rameaux défeuillés très épais, à l'aisselle des feuilles tombées. Petites bractées velues à la base des fleurs. Calice à 4 sépales pubescents extérieurement; les deux externes de 7-8 mm long, les deux internes plus grands, mesurant 12 mm. Corolle glabre à tube long de 12,5 mm, à 4 lobes semi-orbiculaires de 5,5 mm. Etamines 4, à filets de 5 mm insérés vers le milieu du tube; anthères extrorses de 2-2,5 mm. Staminodes 4, subulés. Ovaire hirsute à 4 loges, prolongé d'un long style glabre.

Fruit inconnu.

Cette espèce est remarquable par la nervation proéminente de ses grandes feuilles, et en conséquence très aisément différenciable des espèces proches, telles que *Pouteria torta* (Mart.) Radlk. et *Pouteria gutta* (Ducke) Baehni.

Matériel étudié :

J. J. Wurdack n° 2115. Holotype. Tree 15 m with copious milky latex. Corolla tube white, the lobes pale green.

High rain forest along Rio Maranon near Teniente Pinglo just above Pongo de Manseriche, 250-300 m. (fl. oct.).

Prieurella Wurdackii Aubr. sp. nov. [1].

Feuilles obovées oblongues, atténuées et acuminées au sommet, cunéiformes aigues à la base, glabres. Limbe jusqu'à 20 cm long sur

insertorum, infra maxime prominentium, venulis prominentibus connectorum. Nervi nervulique subtus castaneo-villosi. Petiolus villosus, fere 2,5 cm longus.

Flores sessiles in ramis defoliatis percrassis, in axillis foliorum casorum inserti. Bracteis parvis villosis basi florum insertis. Calyx sepalis 4, extra pubescentibus; externis duobus 7-8 mm longis, internis duobus majoribus, 12 mm. Corolla glabra, tubo 12,5 mm longo, 4 lobis semi-orbiculatis, 5,5 mm. Stamina 4, filamentis 5 mm, ad tubi medium insertis; antherae extrorsae 2-2,5 mm. Staminodia 4, subulata. Ovarium hirsutum 4-loculare, stylo longo glabro productum.

Fructus ignotus.

1. **Prieurella Wurdackii** Aubr. sp. nov.

Folia obovato-oblonga, apice attenuata et acuminata, basi cuneiformia acuta, glabra. Lamina ad 20 cm longa, 8 cm lata. Nervi secundarii 10-13 jugi, subtus prominentes et usque ad marginem conspicui. Reticulum spectabile nervulorum parallelorum, densorum, tenuium, in nervis secundariis oblique insertorum; reticulo tenuiore venulorum parallelorum, angulo recto insertorum in nervulis. Petiolus, 2-2,5 cm, glaber.

Florum fasciculi e ligno vetere orti. Pedicelli 7-10 mm longi, glabrescentes. Calyx sepalis 5,3 mm longis, utraque pagina pubescentibus. Corolla lobis 5, suborbiculatis, 2,5-3 mm longis; tubus brevissimus, 0,75 mm. Stamina 5, filamentis brevissimis, 1 mm longis, paulo infra commissuram loborum corollae cum tubo connatis, interdum abortiva. Staminodia 0. Ovarium pubescens, 5-lobatum, loculis 5. Stylus brevissimus. Stigma lobatum.

Fructus ignotus.

8 cm large. 10-12 paires de nervures secondaires, saillantes dessous et tracées jusqu'à la marge. *Réseau remarquable de nervilles parallèles, serrées, fines, obliques* par rapport aux nervures secondaires, *doublé d'un réseau plus fin de veinules parallèles, perpendiculaires aux nervilles.* Pétiole, 2-2,5 cm, glabre.

Fascicules de fleurs sur le vieux bois. Pédicelles 7-10 mm long, glabrescents. Calice 5 sépales de 3 mm long, pubescents sur les 2 faces. Corolle, 5 lobes suborbiculaires de 2,5-3 mm long; tube très court 0,75 mm. 5 étamines à filets très courts de 1 mm long, soudés sur le tube un peu en dessous du niveau de soudure des lobes de la corolle, parfois avortées. Staminodes 0. Ovaire pubescent, 5-lobé, à 5 loges. Style très court. Stigmate lobé.

Fruit inconnu.

Cette espèce diffère du *Prieurella Prieurii* (A.DC.) Aubr. dont le limbe est couvert en dessous d'une pubescence roussâtre, et dont la corolle est intérieurement un peu pubescente.

Matériel étudié :

Wurdack nº 2290 Holotype. Tree 30 m, with copious milky latex. Flowers yellow brown. Rain forest lower north-west slopes of Cerros Campanquiz, Rio Maranon just above Pongo de Manseriche, 250-300 m. (fl. oct.).

Sarcaulus Wurdackii Aubr. sp. nov. [1].

Feuilles oblongues, acuminées aigues, à base arrondie ou obtuse. Limbe atteignant 24 cm de long sur 10,5 cm de large. Nervures secondaires 12 à 15 paires, *proéminentes dessous,* réunies en arc près de la marge. Réseau lâche de nervilles *saillantes*, dessinant parfois des lignes brisées caractéristiques du genre *Sarcaulus*, bien distinct en général du réseau intermédiaire cependant encore accusé des veinules. Limbe d'abord pubescent dessus mais devenant glabre. *Pubescence apprimée grisâtre persistante dessous.* Pétiole velu, roux, environ 1 cm long.

Fleurs sur les rameaux âgés, en fascicules à l'aisselle des feuilles tombées. Pédicelles velus roux, jusqu'à 19 mm. long. Calice à 5 sépales velus

1. **Sarcaulus Wurdackii** Aubr. sp. nov.

Folia oblonga, acuminato-acuta, basi rotundata vel obtusa. Lamina ad 24 cm longa, 10,5 cm lata. Nervi secundarii 12-15 jugi, subtus prominentes, prope marginem arcuatim connati. Reticulum laxum nervilorum prominentium, interdum lineas fractas, generis *Sarcauli* proprias deducens, adhunc vulgo bene reticuli intermedii distinctum, tamen perconspicui, venulorum. Lamina primum supra pubescens sed glabrata. Pubescentia appressa, subcinerea, subtus persistans. Petiolus villosus, rufus, fere 1 cm longus.

Flores e ramis veteribus orti, in axillis foliorum casorum fasciculati. Pedicelli villosi, rufi, ad 19 mm longi. Calyx sepalis 5, extra villosis, 3-3,5 mm longis. Corolla maxime carnosa, generis *Sarcauli* propria, extra villosa, 3,5 mm alta. Lobi 5, subvalvati, subtrianguli, breves. Tubus perbrevis, fere 1,5 mm longus, glaber intus vel ± pubescens. Stamina abortiva 5. Staminodia truncata, crassissima, deinde medio in duas papillas fissa, 1,5 mm alta, extra pilis tecta. Ovarium villosum, stylo brevi (4)-5 loculare.

Fructus ignotus.

extérieurement, de 3-3,5 mm long. *Corolle très charnue*, caractéristique du genre *Sarcaulus*, extérieurement velue, haute de 3,5 mm. Lobes 5, subvalvaires, subtriangulaires, courts. Tube très court, environ 1,5 mm long, glabre ou plus ou moins pubescent intérieurement. Etamines avortées 5. Staminodes tronqués, très épais, puis se fendant par le milieu en deux mamelons, environ 1,5 mm haut, couverts de poils extérieurement. Ovaire velu, à court style, (4-) 5 loges.

Fruit inconnu.

Cette espèce se distingue du *Sarcaulus brasiliense* (Mart.) Eyma qui existe aussi en Amazonie péruvienne par ses feuilles plus grandes, et par la pubescence grisâtre apprimée du dessous du limbe.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ :

Wurdack : n° 2425, holotype. Tree 15 m, with milky latex. Corolla pink. Rain forest at upper end of Pongo de Manseriche, Rio Maranon 250 m (fl. oct.); n° 2121 Tree 15 m. Buds tan; corolla pink. High rain forest along Rio Maranon near Teniente Pingio, just above Pongo de Manseriche, 250-300 m. (fl. oct.).

UNE NOUVELLE EUPHORBE APHYLLE DE MADAGASCAR

par J. Leandri

M. Jean Bosser, directeur de recherches à l'Institut de Recherche scientifique de Madagascar, a récolté l'année dernière, aux environs de Betroka (Centre-Sud de Madagascar, mais en forêt à feuilles caduques [1]), une Euphorbe aphylle et charnue qui ne semble pouvoir être attribuée à aucune des nombreuses espèces actuellement connues.

Ce botaniste a observé cette plante en culture au Jardin botanique de Tsimbazaza, à Tananarive, durant un an. Trois exemplaires en pot sont aussi cultivés aux serres du Muséum où ils ont été rapportés en juillet dernier. Aucun de ces exemplaires ne semble avoir jamais produit de feuilles. L'un d'eux a fleuri en mars à Tananarive; un autre vient de fleurir (début d'octobre) à Paris [2]. Nous nous risquons à présenter cette plante comme une nouvelle espèce en raison de ses caractères très particuliers. C'est une plante de sous-bois, qu'on trouve aux environs de Betroka dans des vestiges de forêts. Sa station est constituée par le bord des torrents, donc absolument différente de celle des Euphorbes charnues du Sud malgache qu'on pourrait être tenté de lui comparer.

Les tiges, pratiquement aphylles, traînent sur le sol [3]. Elles sont finement pubescentes, grisâtres, sauf les jeunes pousses qui sont rosées, et présentent des taches vert sombre ordonnées très grossièrement en lignes longitudinales. La figure 1, dessinée d'après un spécimen cultivé au Muséum, donne le port de la plante.

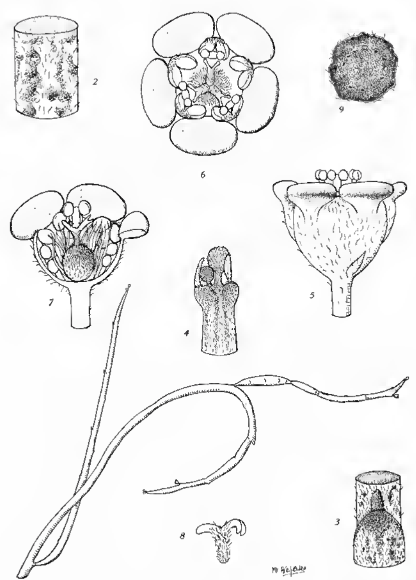
Les cyathiums sont solitaires au sommet des jeunes pousses ou latéraux au sommet de sortes d'articles peu marqués. Ils sont accompagnés près de la base de leur pédoncule d'une petite lame oblongue. Le sommet des articles stériles est marqué par la présence d'une lame très courte et obtuse, verte, qui représente peut-être une ébauche de feuille; entre cette lame et la base de l'article suivant, on trouve souvent un cylindre à sommet obtus qui constitue sans doute l'ébauche d'un rameau axillaire, rameau qui peut se développer ou non.

Le sommet d'un jeune rameau montre deux bourgeons sphériques un peu rétrécis à la base, accompagnés tous deux vers l'extérieur par

1. Voir H. Humbert, Les territoires phytogeographiques de Madagascar, Année biologique, **31**, 5-6 : 195-204, 1 carte col. h. t. 1955.

2. Les exemplaires récoltés à Betroka ont fleuri en mars à Tananarive, ce qui semble indiquer que la floraison peut avoir lieu à des saisons diverses.

3. Elles se continuent par une racine courte, faiblement cannelée, peu profondement enterrée, et sont fixées par un petit nombre de racines secondaires qui se ramifient bientôt et ne semblent pas tubérisées.



Pl. I. — *Euphorbia Bosseri* Leandri : **1**, port × 1/2; **2**, portion de rameau × 6; **3**, un nœud, avec feuille réduite(?) et bourgeon, × 6; **4**, sommet d'un rameau avec deux cyathiums (?) et deux jeunes feuilles; **5**, un cyathium vu de côté × 15; **6**, un cyathium vu de dessus, × 15; **7**, un cyathium coupé en long, avec les fleurs ♂ de 2 sortes, les bractées internes et la fleur ♀ jeune; **8**, le style et les stigmates × 18; **9**, coupe transversale d'un jeune rameau avec les faisceaux vasculaires isolés × 6.

une petite lame oblongue faiblement verdâtre. Nous pensons que ces bourgeons représentent des ébauches d'inflorescences (cyathiums); ils sont accompagnés de l'ébauche rudimentaire de feuilles (ou de bractées) axillantes. Le point végétatif terminal du rameau déjà développé doit rester actif entre les deux bourgeons, et reprendre sa croissance en entraînant avec lui le plus petit des deux bourgeons d'inflorescence.

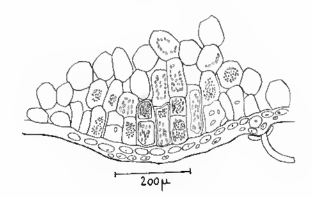
En effet, on voit des cyathiums solitaires latéraux au sommet d'articles non ramifiés, mais non à l'aisselle des ramifications. Ce n'est que plus tard que doivent se différencier les points végétatifs qui donneront des ramilles.

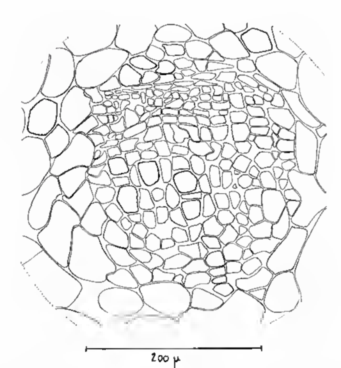
La coupe transversale des rameaux montre des faisceaux libéro-ligneux avec du bois primitif (parfois résorbé) près de la moelle, des vaisseaux plus ou moins développés, un arc méristématique déjà indiqué et un liber externe, le tout dans un gaine de cellules plus petites que celles du parenchyme médullaire ou cortical et élargies perpendiculairement au rayon du faisceau. Les plages vert foncé correspondent à des cellules allongées dans le sens radial et contenant de nombreux chloroplastes, qui jouent évidemment le principal rôle dans l'assimilation du carbone par la plante en l'absence de feuilles développées. Je ne m'étendrai pas sur les autres caractères anatomiques qui se voient sur les figures.

L'inflorescence semble normalement réduite à un seul cyathium, qui porte sur sa base une seule (?) petite cyathophylle oblongue-aiguë. La coupe est pubescente en dehors, et les bractées interglandulaires sont petites, fimbriées, à peu près de niveau avec les glandes. Coupe et glandes sont de couleur rose en dehors sur les exemplaires observés jusqu'ici, tandis que la face interne (supérieure) des glandes est d'un vert olive.

On remarque que les fleurs ♂ extérieures, à grosses anthères (loges de 0,5 mm. et plus) ne dépassent pas l'orifice du cyathium, tandis que les plus internes, à sacs moitié moins grands, ont des pédicelles plus longs et portant l'anthère un peu au-dessus. Il semble y avoir 5 séries radiales de fleurs ♂, accompagnées par les bractéoles internes du cyathium toutes linguiformes ou bifides, hyalines, oblongues-aiguës.

L'ovaire (fleur ♀) sessile sur les cyathiums observés, est pubescent, ovoïde; le style d'abord simple et pubescent sur une longueur égale au tiers de l'ovaire, présente plus haut trois branches glabres et bifurquées au sommet. Au point de vue de la fécondation, ce sont donc les fleurs ♂ précoces, à petites anthères dépassant le bord de la coupe, qui paraissent capables de déposer leur pollen sur les stigmates de la jeune fleur ♀; le filet des fleurs ♂ à grosses anthères ne semble devoir s'allonger qu'à un stade ultérieur de l'infloresence où le pédicelle de la fleur ♀ fécondée devient peut-être capable de s'allonger aussi pour porter le fruit au-dessus de la gorge du cyathium. Les petites anthères des fleurs précoces de la périphérie sont-elles fertiles? Leur taille réduite semble indiquer que non, et que le pollen fécondateur doit être apporté soit par le vent, soit plus probablement par les Fourmis qu'ont voit souvent à Madagascar sur les cyathiums d'Euphorbes. Le pollen des grosses anthères doit aussi être





Pl. 2. — *Euphorbia Bosseri* Leandri : **1**, coupe transversale de la région externe d'un rameau montrant une plage de cellules en palissade, × 100; **2**, coupe transversale d'un faisceau × 240; on aperçoit deux laticifères, un fascicule externe de jeunes fibres, quelques tubes criblés, seulement vers l'extérieur, l'ébauche (un peu déformée par l'action du rasoir) d'une assise génératrice, quelques vaisseaux de bois différenciés et quelques éléments de protoxylème au centre de la partie interne du faisceau.

porté de la même façon après l'allongement des filets et des pédicelles, sur d'autres fleurs ♀ jeunes. Il y a donc vraisemblablement « dichogamie au niveau de l'inflorescence » et pollinisation croisée.

Un cyathium terminal prélevé sur le matériel d'herbier récolté en mars au Jardin botanique de Tananarive, montre des fleurs ♂ à anthères au-dessus du niveau de la gorge du cyathium, mais l'ovaire est atrophié au fond du cyathium. Le pédicelle ♀ ne s'allonge donc pas sans fécondation, à moins qu'il ne s'agisse là de l'existence de cyathiums seulement ♂ par suite du non-développement de l'ovaire de la fleur ♀.

Quelle est la position systématique de cette espèce? Elle ne peut être rangée formellement dans aucune des sections que le regretté M. Denis avait retenues pour classer les Euphorbes malgaches. En raison de ses rameaux faiblement articulés, charnus, de la présence de bandes vertes assimilatrices sur la tige, on serait tenté de la rapprocher des « Tirucalli ». Elle présente des points communs avec une liane récoltée jadis dans le Boina par H. Perrier de la Bathie (*Perrier* 1126, peut-être 13228, 13230) et non encore décrite, mais cette dernière présente des rameaux beaucoup plus forts (diam. 2 cm) et croît dans une station différente (bois sablonneux secs); elle présente des bractées interglandulaires arrondies, des cyathophylles concaves plus grandes, par paires, des cyathiums ordinairement unisexués.

Dans la clef des Euphorbes d'Afrique méridionale, proposée par White, Dyer et Sloane dans *The Succulent Euphorbieae*, notre plante se rangerait dans la « clé n° 2 » (sans épines vraies, peu élevées, à plusieurs rameaux aériens ronds, plus ou moins succulents, sans « tubercules » (excroissances), en baguettes ou articulés).

Ce groupe comprend dans la partie méridionale du continent africain une quarantaine d'espèces. Parmi celles qui ont des feuilles alternes comme notre plante (où elles sont rudimentaires), et des cyathiums solitaires *(E. gummifera, E. gregaria, E. lignosa)*, les deux premières ont des fleurs ♀ longuement pédicellées, la troisième des rameaux terminés en épines. Leur port et leur station sont très différents de ceux de notre plante.

Il en est de même des espèces décrites plus récemment d'Afrique méridionale et des îles voisines, notamment par MM. Marnier-Lapostolle, Rauh et Leach. Parmi les Euphorbes des parties de l'Afrique tropicale situées plus au nord, notre plante présente des points communs avec l'*E. Rogeri* N.E. Br. du Sénégal, dont elle se distingue par le port, l'absence quasi totale de feuilles, les rameaux non bifurqués; avec l'*E. media* N.E. Br., de l'Ouganda et du Mozambique et l'*E. rhipsaloides* Welw. de l'Angola dont elle s'écarte par les cyathiums solitaires et le port infiniment plus modeste.

Parmi les Euphorbes de l'Asie du Sud et du Sud-Ouest, aucune ne semble voisine de celle que nous étudions ici.

Euphorbia Bosseri sp. nov.

Suffrutex carnosus subrepens fere 30 cm altus, parcissime ramosus. Rami teretes vel modice subangulosi, 3-4 mm crassi, basi articulati ad apicem ± attenuati, cinerei vel apice rosei et lineis vel maculis viridibus sicut papulis roseis ornati. Folia subnulla, mox caduca, lamina oblonga hyalina, fere 1 mm longa, exstipulata, alterna. Cyathia solitaria, axillaria vel terminalia pedunculata, basi bracteis (1 (-2,) oblongo-acutis munita; pilis arcuatis subappressis extrinsecus ornata; bracteis faucis glandulisque fere aequilongis, bracteis fimbriatis, glandulis transverse dilatatis ellipsoideis glabris ± corrugatis; floribus ♂ in seriebus epibractealibus; exteriorum pedicello longiore, antheris minimis faucem non sero excedentibus, aliorum pedicello breviore, antheris majoribus in cyathio diu inclusis; bracteis interfloralibus oblongis angustis hyalinis nonnunquam bifidis; ovario (primum ?) sessili (flore ♀ perianthio indigente) globoso, pilis appressis parvis pubescente, stylo basi unico pubescente, supra in ramulis 3 bifidis glabris diviso; ovario in quibusdam cyathiis haud evoluto; fructu ignoto.

Type : *Bosser* 17621 in herb. Mus. Paris. — Madagascar, environs de Betroka, lat. 23° 6′ S; long. 46° 4′ E. Bord de torrent en forêt, probablement de type à feuilles caduques.

UNE IRVINGIACÉE MALGACHE

par R. Capuron

Les Irvingiacées, considérées par certains auteurs comme une sous-famille des Simaroubacées [1] constituent une petite famille groupant trois genres : deux africains, *Klainedoxa* Pierre et *Desbordesia* Pierre ex v. Tiegh., un afro-asiatique, *Irvingia* Hook. f. Sur la côte orientale de Madagascar croît une Irvingiacée que, en raison des caractères particuliers de son fruit, nous considérons comme type d'un genre nouveau.

CLEISTANTHOPSIS R. Capuron gen. nov.

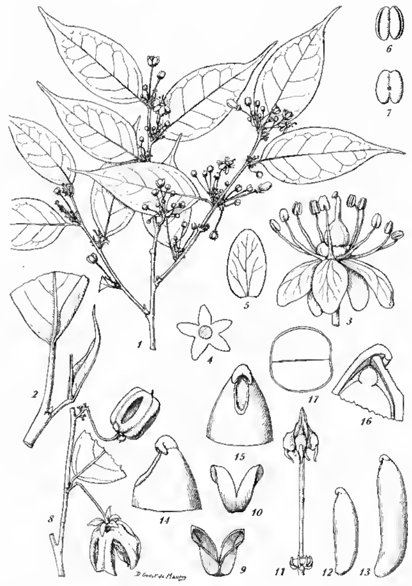
A ceteris generibus *Irvingiacearum* fructibus siccis dehiscentibus differt.

Arbores insipidae. Folia alterna, simplicia, integra. Stipulae minimae, valde caducae, laterales, gemmam terminalem amplectantes. Inflorescentiae axillares vel terminales, cymosae. Flores regulares, bermaphroditi, 5-meri. Calyx profunde lobatus lobis in alabastro quincuncialibus. Petala libera, caduca, in alabastro quincuncialia. Stamina 10, sub-biseriata, libera, infra discum inserta, filamentis elongatis gracilibus, antberis 2-locularibus dorsifixis basi emarginatis, rimis longitudinalibus 2 introrsis dehiscentibus. Discus annularis pulviniformis crassus. Ovarium 5-loculare, disco impositum, loculis uni-ovulatis; ovula ab apice loculorum pendentia, micropyle extrorsum supero dilatatione placentae plus-minus obtecto. Stylus simplex, apice truncatus vix dilatatus. Fructus siccus, capsularis, 5-locularis, septicidus, coccis (5) bivalvatis; columella persistens apice tumores (5) placentares et ovula abortiva ferens. Semina pendentia, fere exalbuminosa; embryo accumbens; cotyledones crassae; radicula supera, parva.

Cleistanthopsis multicaulis R. Capuron sp. nov.

Arbor ad 15 m alta, multicaulis, omnino glabra. Ramuli graciles (0,5-1,2 mm diam.). Petiolus 3-8 mm longus, supra canaliculatus; limbus membranaceus, ovato-ellipticus (3,5-10 × 1,5-3,5 cm), 2-3-plo longior quam latus, basi late obtusus vel subrotundatus, apice acutus et fere semper acuminatus; costa utrinque prominula; nervi secundarii 3-5-jugi, utrinque prominuli apice curvati et anastomosantes; reticulatio densa. Stipulae anguste lanceolatae, ca. 2-2,5 mm longae, acutissimae, caducissimae, cicatrices laterales post lapsus relinquentes. Inflorescentiae quam folia breviores parum ramosae; bractae parvae (0,3-0,7 mm longae), late triangulares, apiculatae. Pedicelli

1. Nous renvoyons le lecteur, que les questions concernant la taxonomie de ces familles intéresseraient, à l'excellent résumé publié par H. P. Nooteboom, dans la Flora Malesiana.



Pl. 1. — *Cleistanthopsis multicaulis* R. Capuron : **1**, rameau florifère × 2/3; **2**, stipules × 4; **3**, fleur × 4; **4**, calice vu de dessus × 4; **5**, pétale face interne × 4; **6**, **7** anthère, vue de face et de dos × 16; **8**, infrulescence; gr. nat.; **9**, valves du fruit vues de face et de dos gr. nat.; **11**, columelle × 2; **12**, **13**, graines × 2; **14**, **15**, sommet de la graine vu de profil et de face × 6; **16**, coupe du sommet de la graine × 6; **17**, section transversale de la graine × 6.

graciles, 5-10 mm longi, basi articulati, post anthesin accrescentes. Calycis lobi ovato-triangulares (0,7-1 × 0,7-0,8 mm) apice obtusi. Petala alba, ovato-elliptica (ca. 4 × 2,5 mm), apice rotundata, per anthesin patentia deinde reflexa. Stamina 4-4,5 mm longa, filamentis albis ima basi dilatatis; antherae ovatae (ca. 0,9 × 0,6 mm) basi profunde excisae. Discus ca. 2,5 mm diam., 1 mm crassus, basi staminorum filamentorum impressionibus 10-lobatus. Ovarium subglobosum (ca. 1,5 mm diam.); stylus vix 2 mm longus. Fructus late ellipticus vel subglobosus vel leviter obovatus (ca. 1,7-2 cm diam., 1,9-2,2 cm altus), glauco-pruinosus, basi calycis, disci et staminorum reliquis instructus. Semina oblongo-cylindrica (ca. 10-14 mm longa, 3,5-4 mm diam.) recta vel apice leviter curvata. Radicula globulosa, parva (0,9 mm diam.). Cotyledones virides.

Typus speciei : 23640-SF.

Est : Forêt de Tampina, entre Tamatave et Ambila-Lemaitso, Louvel 42 (Fl., VIII/1925, Taimbarika); vestiges de forêt orientale, entre Farafangana et Manombo, 23629-SF (Fr. imm., X/1964, Maroambody ou Maroampototra) 23944-SF (Fr., XII/1964); forêt de Manombo, à 30 km au Sud de Farafangana, vers 50 m d'alt., 23640-SF (Fl., Fr. imm., X/1964, id.).

Comme on a pu le voir dans la diagnose générique les caractères floraux de *Cleistanthopsis* sont identiques à ceux des autres Irvingiacées et ce genre ne saurait donc être séparé de ces dernières. Le seul caractère d'importance qui permet de le distinguer est fourni par les fruits. Dans le *Cleistanthopsis multicaulis* en effet le fruit est sec, capsulaire, alors que c'est une drupe ou une samare dans les autres genres; à maturité il se divise, par déhiscence septicide, en cinq coques bivalves; la déhiscence est très brusque et les graines fertiles sont projetées au loin. L'axe du fruit persiste sous forme d'une columelle portant à son sommet cinq renflements placentaires très accusés; les ovules avortés restent fixés à ces renflements. Les graines, de couleur brunâtre, sont cylindriques, droites ou un peu courbées à leur extrémité distale. Le tégument séminal présente à son extrémité basale, au-dessus du hile, un épaississement en forme de fer à cheval, à concavité tournée vers le hile; ce bourrelet abrite le micropyle. L'albumen est réduit à une simple membrane appliquée contre la face interne du tégument séminal et il n'est guère perceptible qu'au niveau de la base de la radicule où il forme un léger épaississement annulaire.

Un deuxième caractère distinctif, de faible importance, est fourni par les stipules. Dans les Irvingiacées anciennement décrites les stipules prennent un grand développement et forment, au sommet des rameaux, un organe en forme d'ergot abritant le bourgeon terminal; lorsque les stipules tombent elles laissent une cicatrice annulaire sur les rameaux; dans le *Cleistanthopsis* les stipules sont très réduites et latérales (elles sont très précocement caduques et ne peuvent être observées que sur des pousses extrêmement jeunes); elles laissent en tombant deux petites cicatrices qui ne sont guère visibles qu'à l'aide d'une loupe.

Le *Cleistanthopsis multicaulis* est un arbre pouvant atteindre une quinzaine de mètres de hauteur; il est remarquable, et par là facile à recon-

naître sur le terrain, par ses nombreux troncs (de 5 à 10 et plus) qui sortent d'une souche commune très courte (d'où le nom spécifique que nous avons choisi et les noms vernaculaires de Maroampototra et Maroambody donnés à l'espèce dans la région de Farafangana); chaque tronc en particulier ne dépasse guère 20-30 cm de diamètre mais leur ensemble peut constituer des touffes de plus de 3 m de circonférence. L'écorce du tronc est lisse, non amère (de même que toutes les autres parties du végétal). Les feuilles ressemblent beaucoup à celles de certains *Cleistanthus* (Euphorbiacées) malgaches, d'où le nom générique que nous avons choisi (dans la région de Tamatave, où les deux genres coexistent, tous deux sont souvent désignés sous le même nom de Taimbarika).

Les fleurs s'épanouissent au moment où les jeunes pousses feuillées se développent. Les inflorescences sont axillaires des vieilles feuilles ou en partie terminales. Ce sont des cymes bipares assez fortement condensées, présentant de nombreux avortements des fleurs terminant les axes intermédiaires; dans la zone où les fleurs se développent on peut voir à la base des pédicelles floraux (qui sont articulés à ce niveau) deux bractées opposées ayant chacune dans son aisselle un bourgeon floral accompagné de deux petites bractées en croix avec les précédentes. Calice et corolle ont une préfloraison quinconciale mais celle-ci n'est visible, en ce qui concerne le calice, que sur des boutons très jeunes dans lesquels l'ovaire commence juste son développement. Dans le bouton près d'éclore les étamines ont des filets un peu sinués; les oppositipétales sont alors nettement plus courtes que les alternipétales mais la différence de longueur devient sensiblement nulle durant l'anthèse.

Après la fécondation la transformation de l'ovaire en fruit est très rapide et, sur la même inflorescence, on peut voir des fleurs encore en bouton tandis que des fruits, encore immatures, ont déjà presque atteint leur taille définitive. Sur le frais les fruits sont recouverts d'une pruine glauque; ils sont très légèrement 10-cotelés.

Bibliographie

1. Baillon (H.). — Rutacées, in Histoire des Plantes, **4** (1873).
2. Engler (A.). — *Simarubaceae*, in Engler u. Prantl, Die Natürlichen Pflanzenfamilien, zweite Auflage, Band **19 a** (1931).
3. Gilbert (G.). — *Irvingiaceae*, in Flore du Congo Belge et du Ruanda-Urundi, **7** (1958).
4. Hutchinson (J.). — The Families of flowering plants, ed. 2, **1** (1959).
5. Lemée (A.). — Dictionnaire des genres de plantes phanérogames.
6. Nooteboom (H. P.). — *Simaroubaceae*, in Flora Malesiana, sér. I, **6**, 2 (1962).

UN REPRÉSENTANT MALGACHE DU GENRE *DAPANIA* KORTH (LÉPIDOBOTRYACÉES)

par R. CAPURON

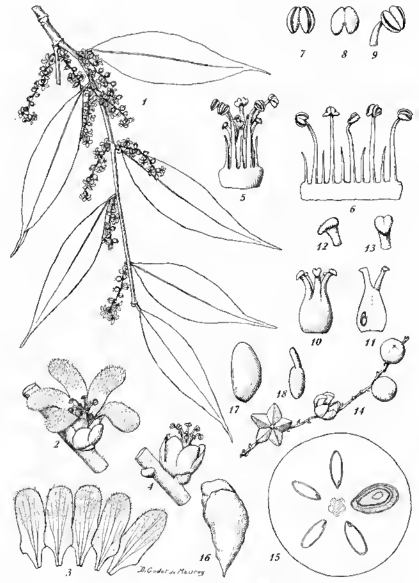
Décrite d'abord par J. LÉONARD pour le genre monospécifique africain *Lepidobotrys* Engler, la famille des Lépidobotryacées a été récemment élargie par J. HUTCHINSON par l'adjonction des deux genres asiatiques *Sarcotheca* Blume et *Dapania* Korth. Ces trois genres étaient autrefois classés tantôt dans les Linacées, tantôt dans les Oxalidacées.

Bien que nous adoptions ici la famille des Lépidobotryacées telle que la propose HUTCHINSON nous croyons pouvoir faire remarquer qu'elle ne se sépare que très difficilement de celle des Oxalidacées. Chacun des genres de Lépidobotryacées présente des caractères que l'on retrouve dans cette dernière famille et peut-être eut-il mieux valu les considérer comme constituant une simple tribu.

Quoi qu'il en soit les Lépidobotryacées se séparent nettement en deux groupes : d'un côté le genre *Lepidobotrys* avec ses loges ovariennes contenant chacune 2 ovules collatéraux, ses graines dépourvues d'albumen et son embryon à deux gros cotylédons charnus cachant la radicule; de l'autre les genres *Dapania* et *Sarcotheca* avec des loges ovariennes (1-) 2-ovulées, à ovules superposés, des graines albuminées contenant un embryon à cotylédons minces et à radicule très saillante. D'autres caractères, moins importants, peuvent encore concourir à séparer les deux groupes : nombre de loges ovariennes (3, plus rarement 4, dans les *Lepidobotrys*, 5 dans les deux autres genres), structure de la base de l'androcée, forme de l'arille, structure du tégument séminal, etc...

Quant aux genres *Dapania* et *Sarcotheca* ils se séparent par les inflorescences et la déhiscence du fruit. Dans les *Dapania*, les fleurs sont disposées en épis simples et les fruits sont des capsules, très charnues sur le frais, à déhiscence loculicide, à valves s'étalant complètement en étoile à la fin; dans les *Sarcotheca* les inflorescences sont des grappes de cymules ou des panicules et les fruits s'ouvrent seulement au sommet par déhiscence septicide.

Le genre *Dapania* possède un représentant dans le Domaine de l'Est, à Madagascar, il s'agit d'une grande liane qui, au moment de la floraison, se couvre d'une multitude de fleurs rouges. Bien que largement répandue (son aire connue s'étend de la Montagne d'Ambre jusqu'au Sud de Farafangana) et assez commune dans son aire, cette espèce est restée pratiquement ignorée des botanistes. Les collections malgaches du Muséum de Paris ne paraissaient en renfermer que deux échan-



Pl. 1. — *Dapania pentandra* R. Capuron : **1,** rameau florifère × 2/3; **2,** fleur × 6; **3,** corolle étalée × 6; **4,** fleur, corolle enlevée × 6; **5,** androcée et gynécée × 9; **6,** androcée étalé × 9; **7, 8, 9,** anthère vue de face, dos et profil × 9; **10,** ovaire × 9; **11,** coupe de l'ovaire × 9; **12, 13,** style vu de profil et face × 16; **14,** infrutescence × 2/3; **15,** coupe du fruit × 9; **16,** graine entourée de son arille × 9; **17,** graine × 9; **18,** embryon × 9

tillons, tous deux stériles et par suite restés indéterminés. Au cours d'une tournée dans la région d'Ifanadiana, au début de 1964, en compagnie de M[lle] A. Lourteig et de M. Y. Thérézien, nous avons récolté des échantillons en fruits. Le même pied nous a fourni des fleurs en octobre. En novembre et décembre nous avons retrouvé l'espèce dans la région de Mananara, de Fénérive et de Farafangana.

Le *Dapania* de Madagascar présente quelques caractères qui paraissent pouvoir le séparer des deux espèces connues à ce jour et qui permettent de le considérer comme une espèce nouvelle.

Dapania pentandra R. Capuron sp. nov.

A duabus specieibus generis *Dapaniae* adbuc descriptis differt petalis intus pilosulis, staminodiis epipetalis anantheris, embryone leviter curvato et cotyledonibus basi inaequilateribus.

Frutex alte scandens, inflorescentiis exceptis omnino glaberrimus, ramuli graciles, plus minus pendentes. Folia alterna, unifoliolata, petiolo cylindrico 1-2 mm longo, petiolulo supra canaliculato, 1-3 mm longo, apice petioli articulato; lamina leviter coriacea, in sicco statu plus minus flavescens vel subtus rubro-flavescens, ovato-elliptica (5,5-9 × 1-3 cm) vel elliptico-lanceolata, 2,5-4,5-plo longior quam lata, basi cuneata, apice longe attenuata, marginibus integerrimis leviter incrassatis et revolutis; costa supra plana, subtus leviter prominula; nervi secundarii 4-5-jugi, ascendentes, parum vel vix distincti. Stipulae et stipellae nullae. Inflorescentiae axillares vel e axillo foliorum delapsorum ortae (1-3 pro axillo), spiciformes, 2-5 cm longae, e basi usque apicem laxe floriferae, axi sat dense pilosulo; bracteae transversales, latiores quam altae (ca. 1,3 mm lateae), utrinque pubescentes (praesertim lateraliter). Flores pentameri, sessiles; calyx persistens, basi breviter urceolatus lobis (in alabastro imbricatis) orbicularibus vel late ovatis (ca. 1,5 mm longis, 1,2-1,5 mm latis), apice nonnunquam leviter emarginatis, marginibus, breviter ciliatis; petala imbricata (nonnunquam quinconcialia), in vivo statu roseo-purpurea, oblonga (ca. 4,5 mm longa, 1,5 mm lata), basi onguiculo obtriangulare (ca. 1,2 mm longo) instructa, interse supra onguiculum leviter cohaerentia, intus in media parte superiore sat longe pilosula, apice rotundata, caduca; stamina 10, basi in brevem tubum (ca. 0,6 mm alt.) crassum coalita, alternipetala solum fertilia, filamentibus ca. 2 mm longis, antheris late ovatis vel suborbicularibus (ca. 0.5 mm longis) dorsifixis, basi profunde, apice leviter emarginatis, epipetala sterilia, anantbera, breviora (ca. 1 mm longa); ovarium ovoideo-conicum, ca. 1,2 mm altum, 5(-6)-loculare loculis oppositipetalis; ovula pro loculo 1-2, pendentia, micropylo extrorsum supero; styli 5 (-6), cylindrici, ca. 0,5 mm longi, plus minusve radiatim divaricati, apice stigmato leviter capitellato cordiformi instructi. Fructus subglobosus (0,7-0,9 cm diam.) vix depressus, leviter 5 (-6)-sulcatus, carnosus, capsularis, loculicide (basi plus minus septifrage) debiscens, valvis patentibus (in vivo statu luteus). Semina, pro fructus 1-2 evoluta, pendentia, arillo carnoso luteo omnino involuta, ovoidea (3-3,5 mm longa), compressa (ca. 1 mm crassa); radicula supera, cylindrica, ca. 1 mm longa; cotyledones 1,5 mm longi, 0,9 mm lati.

Typus speciei : 23730-SF.

Est (Nord) : Massif de la Montagne d'Ambre, A. M. Homolle n° 190 (Stér., X/1944).
Est : Antanambe, au Sud de Mananara, s. n° R. 4 (Fr. imm. X/1964); Takobola, rive droite de l'embouchure du Maningory, 23831-SF (Fl., X/1964); entre Didy et Brickaville, Cours n° 4741 (Stér.); berges de la rive droite de la Namorona en amont de ses chutes, près du village de Mangalamhenatra, au Sud d'Ifanadiana, 23222-SF (Fr. II/1964), 23730-SF (Fl., X/1964).

Nous ne reviendrons pas sur les caractères qui séparent la plante malgache des deux *Dapania* décrits à ce jour (*D. scandens* Stapf de la presqu'île malaise, *D. racemosa* Korth., de Sumatra et Bornéo). Nous préciserons simplement quelques détails concernant la corolle, les ovules et le fruit. Dans le *D. pentandra* les pétales, atténués en onglet à leur base, sont légèrement cohérents entr'eux dans leur zone de recouvrement mutuel; il en résulte que la plupart du temps la corolle tombe d'une seule pièce (Baillon a signalé le même phénomène dans divers *Oxalis*). Les ovules sont au nombre de 1 ou 2 par loge; dans le type (23730-SF) les loges ovariennes paraissent toujours 1-ovulées; dans 23831-SF sur huit ovaires analysés, quatre possédaient une seule loge 1-ovulée, quatre en possédaient deux; dans des ovaires en cours de transformation en fruit, récoltés dans la région d'Antanambe (au Sud de Mananara) et conservés en alcool, toutes les loges (6 ovaires analysés) étaient 2-ovulées. Le fruit se présente, à maturité, sous l'aspect d'une baie très charnue à péricarpe jaune, à mésocarpe constitué d'un tissu très lâche et gorgé de suc; un endocarpe mince, peu résistant tapisse l'intérieur des loges (il se différencie de très bonne heure); un très léger sillon marque extérieurement le dos des loges. Bien que très charnu le fruit est déhiscent loculicide et il s'ouvre, à partir du sommet, en cinq (rarement six) valves qui s'étalent complètement en étoile; souvent une partie de la base de l'axe persiste sous forme d'une courte columelle. L'arille, de couleur jaune sur le vif, adhère au tégument séminal tout le long du raphé, l'embryon a des cotylédons légèrement dissymétriques à la base : leur marge, du côté abaxial, est sensiblement dans le prolongement de la radicule, tandis que du côté opposé il est légèrement cordé.

Bibliographie

1. Baillon (H.). — Géraniacées, in Histoire des Plantes, **5** (1874).
2. Knuth (R.). — *Oxalidaceae*, in Engler u. Prantl, Die Natürlichen Pflanzenfamilien, zweite Auflage, Band **19 a** (1931).
3. Léonard (J.). — *Lepidobotryaceae*, in Flore du Congo Belge et du Ruanda-Urundi, **7** (1958).
4. Hutchinson (J.). — The Families of flowering plants ed. 2, **1** (1959).
5. Lemée (A.). — Dictionnaire des genres de plantes phanérogames.

NOTES SUR QUELQUES ROSACÉES ASIATIQUES (II)[1]

(PHOTINIA, STRANVAESIA)

par J.-E. VIDAL

Maître de Recherche au C.N.R.S.
Laboratoire de Phanérogamie, Paris.

La révision des genres *Photinia* et *Stranvaesia* pour la Flore du Cambodge, du Laos et du Vietnam m'a donné l'occasion d'étudier plus particulièrement quelques espèces pour lesquelles sont indiquées les caractères distinctifs, la synonymie, eventuellement quelques remarques et le matériel examiné.

Les genres *Photinia* et *Stranvaesia* sont classés dans la sous-famille des *Pomoideae (Rosaceae)*, caractérisée par un ovaire infère à 2-5 carpelles le plus souvent soudés et un fruit ± charnu. Ce sont des arbustes à feuilles persistantes ou caduques, alternes, simples, stipulées, entières ou dentées. Les inflorescences sont en corymbes ± ombelliformes; le calice à 5 lobes persistants; les pétales au nombre de 5 sont glabres ou velus; les étamines au nombre d'une vingtaine; l'ovaire semi-infère a des loges 2-ovulées : 2-3 loges chez *Photinia*, 5 chez *Stranvaesia;* les styles en nombre égal à celui des loges sont ± soudés à la base et libres au sommet. Le fruit est peu charnu, couronné par les lobes persistants du calice, indéhiscent *(Photinia)* ou déhiscent *(Stranvaesia)*.

Ces genres ne se différencient donc que par le nombre de carpelles et la déhiscence du fruit.

Leurs espèces se répartissent en Asie extrême-orientale : Inde, Chine, Japon, Indonésie, Philippines (Cartes 1 et 2).

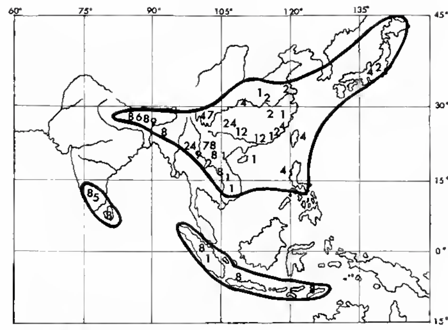
Certaines sont communément cultivées dans les jardins d'Europe et d'Amérique du Nord (cf. REHDER, Man. Trees & Shrubs éd. 2, 1940).

PHOTINIA Lindl.

Lindley, Trans. Linn. Soc. **13** : 103 (1821).

Le genre *Photinia* compte une cinquantaine d'espèces réparties principalement en Chine centrale et méridionale; on les observe en outre dans l'Himalaya oriental (Nepal, Bhoutan, Assam), dans le Sud de l'Inde et à Ceylan, dans les régions septentrionales de Birmanie, de Thailande et du Laos, au Vietnam (Nord, Centre et Sud), à Formose, en Corée, au Japon, aux Philippines, à Sumatra, à Java et à Timor (Carte 1).

1. Cf. (I), Adansonia **4** : 142-147 (1964) et Adans. **3** : 142-166 (1963).



Carte 1. — Aire du genre *Photinia* : **1**, *P. prunifolia*; **2**, *P. glabra*; **4**, *P. serrulata*; **5**, *P. Lindleyana*; **6**, *P. Griffithii*; **7**, *P. glomerata*; **8**, *P. integrifolia*; **9**, *P. arguta*.

Certaines espèces fréquentent les régions basses au-dessous de 1000 m, mais beaucoup se trouvent en altitude vers 2000-3000 m et assez souvent en bordure des cours d'eau.

La floraison a lieu le plus souvent au printemps, entre avril et juin.

Les espèces de *Photinia* sont actuellement séparées en 2 sections :

A. Sect. *Photinia* avec une trentaine d'espèces sempervirentes à axes fructifères lisses.

B. Sect. *Pourthiaea* avec une vingtaine d'epèces caducifoliées à axes fructifères verruqueux.

A. Sect. *PHOTINIA*

Yu & Kuan, Acta Phytotax. Sin. **8** : 225 (1963).

Sect. *Eupholinia* Lindl., Bot. Reg. **23** : sub t. 1956, p. p.; Focke in Engl. & Pr., Nat. Pflanzenfam. **3,** 3 : 25 (1888); Schneid., Ill. Handb. Laubh. **1** : 706 (1906).

Dans la publication de Yü & Kuan, les espèces chinoises sont groupées en 2 séries :

I. Ser. *Serrulatae* Kuan, à feuilles dentées.

II. Ser. *Integrifoliae* Kuan, à feuilles entières.

I. Ser. *SERRULATAE* Kuan

Kuan, Acta Phytotax. Sin. **8** : 225 (1963).

Dans cette série de *Photinia* à feuilles dentées, au cours de mes recherches relatives à la Flore du Cambodge, du Laos et du Vietnam, j'ai eu à m'occuper plus spécialement de deux groupes d'espèces se rattachant l'un à *P. glabra* Maxim. (*P. prunifolia* Lindl., *P. Davidsoniae* Rehd. & Wils.), l'autre, à *P. serrulata* Lindl. (*P. Lindleyana* W. & A., *P. Griffithii* Dec., *P. glomerata* Rehd. & Wils.) Les principaux caractères permettant de distinguer les espèces voisines de ces deux groupes figurent dans la clé ci-dessous.

1. Limbe à nombreuses ponctuations à la face inférieure . . 1. *P. prunifolia*.
1'. Limbe dépourvu de ponctuations.
2. Pétiole ne dépassant guère 15 mm; lobes du calice aigus.
3. Inflorescences glabres; pédicelle long de 5-6 mm; pétales barbus; pétiole ne dépassant guère 10 mm....... 2. *P. glabra*.
3'. Inflorescences ± velues; pédicelle long de 2-3 mm; pétales glabres; pétiole long de 15 mm............. 3. *P. Davidsoniae*.
2'. Pétiole long de 20-30 mm; lobes du calice obtus ou aigus.
4. Pédicelle marqué, long de 3-4 mm.
5. Inflorescences glabres; lobes du calice obtus.
6. Dents du limbe bien marquées; pétales glabres. 4. *P. serrulata*.
6'. Dents du limbe peu marquées; pétales barbus 5. *P. Lindleyana*.
5'. Inflorescences velues; lobes du calice subaigus ou obtus .... 6. *P. Griffithii*.
4'. Pédicelle nul ou très court; inflorescences velues; lobes du calice aigus............................... 7. *P. glomerata*.

I. **Photinia prunifolia** (Hook. & Arn.) Lindl.

Lindley, Bot. Reg. **23** : sub t. 1956 (1837); Cardot, Bull. Mus. Hist. Nat. Paris **25** : 402 (1919).
— *Photinia serrulata* β *prunifolia* Hook. & Arn., Beechey's Voy. : 185 (1833). — Type : *Beechey's Collect.*, Macao, Chine (K).
— *P. melanostigma* Hance, Journ. Bot. **20** : 5 (1882). — Type : *Hance 21691* (leg. B. C. Henry), North River, Canton, Chine. — *Syn. nov.*
— *P. consimilis* Hand. - Mazz., Sitz. - Anz. Ak. Wiss. Wien **59** : 103 (1922); Symb. Sin. **7** : 479 (1933). — Type : *Handel-Mazzetti 11382*, Hou Nan, Chine (W.). — *Syn. nov.*

Cette espèce se distingue par la présence de ponctuations foncées à la face inférieure du limbe, seul caractère qui la sépare nettement de *P. glabra* Maxim. On peut dans les cas extrêmes distinguer deux formes : l'une à limbe obovale, à dents peu marquées, pétiole court (10-15 mm), inflorescences tomenteuses blanchâtres (f. *prunifolia*); l'autre à limbe lancéolé à dents bien marquées, pétiole plus long (15-30 mm), ± denticulé-glanduleux, inflorescences glabres (f. *melanostigma* = *consimilis*). Mais de nombreux cas intermédiaires obligent à les considérer comme appartenant à la même espèce.

MATÉRIEL EXAMINÉ :

CHINE. — Che Kiang : *Ching 1992; Hu 90.* — Fou Kien : *Chung 2174, 3332; Metcalf 7353.* — Hou Nan : *Handel-Mazzetti 11382* (type de *P. consimilis*); *Tsang 23434.* — Kouang Si : *Tsang 22280, 22578, 23020, 23160.* — Kouang Toung : *Beechey s. n.* (type); *Chun 7335; Ford 65; Lau 659, 690; Mc Clure 13316; Tsang 20122, 20402, 21013, 21181, 21670; Tsiang 597, 841, 1150; Tsui 326.* — Hai Nan : *Chun* et *Tso 44151; Wang 35704.* — Hong Kong : *Bodinier 1087; Hance 1174; Wright 156.* — Chine : *J. de la Touche 77.*

VIETNAM. — Nord : *Herb. for. (Prades) 44; Herb. for. (Beauchaine) 116; Pételot 3866; Poilane 18987.* — Sud : *d'Alleizette s. n.*, 1909; *Poilane 3353, 4881, 8103, 8121.*

?SUMATRA : *Jacobs 4669; Meijer 3287.*

2. **Photinia glabra** (Thunb.)Maxim.

Maximowicz, Mél. biol. **9** : 178 (1873); Cardot, Bull. Mus. Hist. Nat. Paris **29** : 401 (1919).
— *Crataegus glabra* Thunb., Fl. Jap. : 205 (1784).
— *Photinia glabra* var. *typica* Maxim., Mél. biol. **9** : 178 (1873).
— *Photinia serrulata* (non Lindl.) auct. : Sieb. & Zucc., Fl. Jap. Fam. nat., Abh. Munch. Akad. **4**, 2 : 131 (1843); Koch in Miquel, Ann. Mus. Lugd. Bat. **1** : 250 (1864).
— *Photinia glabra* (Thunb.) Franch. & Sav., Enum. Pl. Jap. **1** : 141 (1875).

Cette espèce du Japon et de Chine est assez souvent confondue dans les herbiers avec *P. serrulata* Lindl. dont pourtant elle peut se distinguer aisément par son pétiole 2 à 3 fois plus court. Elle est parfois difficile à séparer de P. *Davidsoniae* Rehd. & Wils. Le meilleur critère est la longueur du pédicelle (cf. clé).

MATÉRIEL EXAMINÉ :

JAPON : *Faurie 2316, 2584, 11589, 11930; Maximowicz s. n.*, 1862; *Savatier 394; Zollinger 623.*

CHINE. — Anh Wei : *Cheng 3940; Ching 2517, 3167, 3272.* — Che Kiang : *Ching 1435, 2474.* — Fou Kien : *Latouche s. n.*, 1898. — Hou Nan : *Li 108.* — Kiang Si : *Herb. Univ. Amoy 566.* — Kiang Sou : *Courtois in Herb. Zi Ka Wei 25739.* — Kouang Si : *Steward et Cheo 836.* — Kouang Toung : *Chun 5722; To & Tsang 12425; Tsang 20660, 20994, 21489; Tsiang 1250.* — Kouy Tchéou : *Cavalerie 3129; Steward, Chiao & Chiéo 597, 765, 863, 925.* — Yun Nan : *Cavalerie 1063 p. p., 8122.* — Chine : *Fortune 3 A.*

THAILANDE. — Phou Krading : *Danish Exp.* (1958) *2273; Karatana 50; Premrasmi 106; Smitinand 1077, 3088, 3116; Somphong 22; Thep Anuwong 46.*

3. **Photinia Davidsoniae** Rehd. & Wils.

Rehder & Wilson in Sargent, Pl. Wils. **1** : 185 (1912); Cardot, Bull. Mus. Hist. Nat. Paris **25** : 401 (1919).
— *Stranvaesia glaucescens* Lindl. var. *yunnanensis* Franch., Pl. Delav. : 226 (1889). — Type : Yunnan, *Delavay 1992*, en fleurs (P.).

MATÉRIEL EXAMINÉ :

CHINE. — Fou Kien : *Chung s.n.*, 1925. — Hou Pe : *Henry 1649; Wilson 167 A, 391 A, 462, 484, 685* (type). — Se Tchouen : *Chu 4012; Law 461.* — Yun Nan : *Delavay 1992.*

VIETNAM (Nord) : *Poilane 16481* (détermination incertaine).

4. **Photinia serrulata** Lindl.

Lindley, Trans. Linn. Soc. **13** : 103 (1821); Cardot, Bull. Mus. Hist. Nat. Paris **25** : 399 (1919).
Pour les synonymes voir Rehder, Bibl. Trees & Shrubs : 263 (1949).

Espèce du Japon et de la Chine, souvent cultivée en Europe et en Amérique du Nord.

Matériel examiné (P) :

Chine. — Chine septentrionale : *Fortune 30 A.* — Fou kien : *Ching 2238.* — Hou Pe *Silvestri 933; Wilson 391.* — Kouy Tchéou : *Cavalerie 2946, 3009.* — Se Tchouen : *Farges 821; Henry 1490.* — Yun Nan : *Ducloux 4243.*

5. **Photinia Lindleyana** W. & A.

Wight & Arnott, Prodr. Fl. Pen. Ind. Or. **1** : 302 (1834).

Cette espèce connue avec certitude seulement du Sud de l'Inde (Nilghiris) est très voisine de *P. serrulata* Lindl. du Japon et de Chine (cf. clé). Si on la maintient distincte en raison de l'isolement géographique elle peut être considérée comme vicariante de cette dernière.

Matériel examiné :

Inde. — Nilghiris : *Hooker f. & Thomson s.n.; Leschenault 63, 128; Perrotet 122, 347, 348 pp.; Wight 922, 1012* (syntype), *1013* (syntype).

N. B. La variété décrite par Cardot sous le nom var. *yunnanensis*, Not. Syst. **3** : 374 (1918), paraît devoir être classée dans le genre *Stranvaesia* en raison de la présence quasi constante de 5 styles. Par son inflorescence glabre elle est affine de *Stranvaesia Nussia* Lindl. var. *oblanceolata* Rehd. & Wils. Il faudrait connaître les fruits pour une détermination certaine.

6. **Photinia Griffithii** Dec.

Decaisne, Mém. Fam. Pom., Nouv. Arch. Mus. **10** : 142 (1874); Cardot, Bull. Mus. Hist. Nat. Paris **25** : 398 (1919).

N. B. — La publication originale porte *Griffithsii*, graphie qui ne se retrouve pas sur le spécimen type étudié par Decaisne. Il vaut donc mieux retenir *Griffithii*, ce qui est conforme à la fois au code et à la tradition.

Espèce très voisine de *P. glomerata* Rehd. & Wils. dont elle ne diffère guère que par la longueur du pédicelle (cf. clé). Elle n'est connue que de la région orientale de l'Himalaya (Bhoutan, Assam), tandis que *P. glomerata* s'étend sur la Chine occidentale et méridionale (Se Tchouen, Yunnan). La proximité de ces deux aires reliées par des massifs montagneux apporterait un argument supplémentaire en faveur de la conspécificité de ces deux taxa.

Matériel examiné :

Bhoutan : *Griffith 2087* (type).

7. **Photinia glomerata** Rehd. & Wils.

Rehder & Wilson in Sargent, Pl. Wils. **1** : 190 (1912) (avril).
— *Eriobotrya Griffithii* Franch., Pl. Delavay. : 224 (1889) (non *Photinia Griffithii* Dec.).
— Lectotype : Yunnan, *Delavay 1118*, en fleurs, (P.).
— *Photinia Francheliana* Diels, Not. Roy. Bot. Gard. Edinb. **5** : 272 (1912) (juin).
— Type : Yunnan, *Forrest 487*, en fruits (E). — *Syn. nov.*
— *P. serrulata* Lindl. var. *congestiflora* Card., Not. Syst. **3** : 373 (1918). — Type : celui de *E. Griffithii* Franch. — *Syn. nov.*

Syntypes : Yunnan, Szemao, 1500 m, *A. Henry 11716*, en fleurs (A, E, K), *11716 A*, en fruits (A, E, K). Le spécimen *Henry 11716* est proposé comme lectotype.

Les formes décrites sous les noms de *P. glomerata*, *P. Francheliana* et *P. serrulata* var. *congestiflora* ont en commun d'avoir des fleurs et des fruits sessiles ou subsessiles et un tomentum $\pm$ développé sur l'inflorescence, ce qui permet de les distinguer de *P. serrulata* Lindl. qui a des fleurs nettement pédicellées (3-4 mm) et est rigoureusement glabre. On peut donc rattacher ces formes à une même espèce, voisine sans doute de *P. serrulata* mais suffisamment distincte. Le nom *glomerata* étant plus ancien de trois mois doit être adopté.

Matériel examiné :

Chine. — Se Tchouen : *Schneider 786*. — Tibet oriental : *Soulié 1421*. — Yun Nan : *Delavay 1118, 2039, 2573, 4251*, nov. 1884, janv. 1888, av. 1890; *Ducloux 637, 2401, 3949, 4242 pp.*; *Forrest 487, 6753, 10539, 10681, 10702, 10886, 11471, 11858, 13839, 16041, 17722, 19248, 20131, 21502, 22514, 23216*; *Henry 11716, 11716 A*; *Mac Laren C 158*; *Maire 1731*; *Rock 3082, 23008, 23507*.

II. Ser. *INTEGRIFOLIAE* Kuan

Kuan, Act. Phytotax. Sin. **8** : 226 (1963).

Dans cette série de *Photinia* à feuilles entières, je n'ai étudié, dans le cadre des recherches relatives à la flore du Cambodge du Laos et du Viet-nam, que les espèces se rattachant à *P. integrifolia* Lindl.

8. **Photinia integrifolia** Lindl.

Lindley, Trans. Linn. Soc. **13** : 103 (1821); Cardot, Bull. Mus. Hist. nat. Paris **25** : 398 (1919).

Plusieurs espèces de *Photinia* à feuilles entières ont été décrites qui, faute de caractères distinctifs bien nets, doivent être rattachées à *Photinia integrifolia* Lindl. suivant la synonymie ci-dessous :

— *Pyrus integerrima* Don, Prodr. Fl. Nep. : 237 (1825).
— *Photinia Notoniana* Wight & Arn., Prodr. Fl. Pen. Ind. Or. **1** : 302 (1834). — Type: *Wight 1014*, Nilghiris, Inde (K, P). — *Syn. nov.*
— *Photinia eugenifolia* Lindl., Bot. Reg. **23** : 1956 (1837). — Type : *Wallich 670 B* (K). — *Syn nov.*
— *Photinia dasythyrsa* Miq., Fl. Ind. Bat. **1** : 387 (1855). — Type : *Miquel*, Sumatra (U). — *Syn. nov.*

— *Photinia Blumei* Dec., Nouv. Arch. Mus. Paris **10** : 142 (1874). — Lectotype : *Anderson 83*, Java (P.). — *Syn. nov.*
— *Photinia micrantha* Dec., Nouv. Arch. Mus. Paris **10** : 143. (1874) — Type : *Griffith 2098*, Bengale oriental (P, K). — *Syn. nov.*
— *Eriobotrya integrifolia* Kurz, Journ. As. Soc. Beng. **45** : 304 (1877).
— *Photinia Notoniana* var. *ceylanica* Hook. f., Fl. Brit. Ind. **2** : 381 (1878). — *Syn. nov.*
— *Photinia Notoniana* var. *eugenifolia* Hook. f., Fl. Brit. Ind. **2** : 381 (1878). — *Syn. nov.*
— *Photinia Notoniana* var. *macrophylla* Hook. f., Fl. Brit. Ind. **2** : 381 (1878). — *Syn. nov.*
— *Photinia flavidiflora* W.W. Smith, Not. Bot. Gard. Edinb. **10** : 59 (1917). — Lectotype : *Forrest 9221*, Yun Nan, Chine (E.). — *Syn nov.*
— *Photinia sambuciflora* W.W. Smith, Not. Bot. Gard. Edinb. **10** : 60 (1917). — Lectotype : *Forrest 9722*, Yun Nan, Chine (E, K). — *Syn. nov.*

On pourrait distinguer parmi ces diverses formes décrites quatre principales variétés d'après les caractères suivants :

1. Pédicelle très court ou nul.
  2. Fleurs très petites.
    3. Pétiole court (10-15 mm) .... **var. *integrifolia*.**
    3' Pétiole long (20-30 mm)........................ **var. *Notoniana*.**
  2' Fleurs non très petites (2 fois plus grandes que précédemment).................................... **var. *flavidiflora*.**
1' Pédicelle bien marqué, fleurs non très petites, pétiole de longueur variable .... **var. *dasythyrsa*.**

Les synonymes correspondant seraient alors les suivants :
var. **integrifolia**

— *Pyrus integerrima* Don; *Eriobotrya integrifolia* Kurz

var. **Notoniana** (W. & A.) J. E. Vidal, stat. nov.

— *Photinia Notoniana* Wight & Arn.; *P. eugenifolia* Lindl.; *P. Notoniana* var. *eugenifolia* Hook. f.; *P. micrantha* Dec.; *P. Notoniana* var. *ceylanica* Hook. f.; *P. Notoniana* var. *macrophylla* Hook. f.; *P. sambuciflora* W.W. Sm.

var. **flavidiflora** (W. W. Sm.) J. E. Vidal, stat. nov.

— *Photinia flavidiflora* W.W. Smith.

var. **dasythyrsa** (Miq.) J. E. Vidal, stat. nov.

— *Photinia dasythyrsa* Miq.; *P. Blumei* Dec.

Mais de nombreuses formes intermédiaires existent qu'il est impossible de classer dans l'une ou l'autre de ces variétés.

MATÉRIEL EXAMINÉ :

var. **integrifolia**

INDE (Nord-Est) : *Gallatly 601; Gamble 9809; Griffith 2096, 2097; King's Coll. 214.* — BHOUTAN : *Anderson in Herb. Pierre.* — NEPAL : *Wallich 669* (type). — SIKKIM : *Hook. f. & Thomson s.n.; Rémy s.n.*, 1863.

Chine. — Yun Nan : *Forrest 4710, 8126, 11864, 16033, 17512, 18576, 25204, 25838.*
Vietnam (Nord) : *Pételot 3819, 3819 bis, 8601.*

var. **Notoniana**

Inde (Sud). — Nilghiris : *Hook. & Thoms s.n.* ; *Perrotet 348; Pierre 3027; Wight 923, 924, 1014.* — Ceylan : *Thwaites 136; Wallich 195.* — Inde (Nord-Est) : *Griffith 333, 376, 2095, 2098; Pierre 4257; Wall 5134.*
Laos. — Phou Bia, 2600 m, *Kerr 21053.*
?Java : *Zollinger 1922 p.p.*

var. **flavidiflora**

Chine. — Yun Nan : *Forrest 8079, 9294, 12119, 16088, 17786, 24086, 24821, 25291, 25307, 25384, 26205; Ducloux 7674.*

var. **dasythyrsa**

Sumatra : *Beccari 299; Miquel* (Type).
Java : *Anderson 83; ?Blume s.n.*, 1846; *Goring s.n.*, 1851; *Zollinger 2965.* — Timor : *Forbes 3558, 3832, 3880 A.*

variété non précisée :

Sumatra : *Bünnemeyer 4082, 9718; Jacobs 4491.* — Java : *Backer 9863, 12583; Elbert 243, 246; Horsfield 432; Junghun 297; Smith s.n.*, 1895; *Zollinger 1922 p.p.*

B. Sect. *POURTHIAEA* (Dec.) Schneid.

Schneider, Ill. Hand. Laubh. **1** : 708 (1906).
— *Pourthiaea* Dec., Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Paris **10** : 146 (1874).

Dans cette section qui groupe des espèces caducifoliées à axes fructifères verruqueux je n'ai étudié que les 5 espèces indochinoises *P. Beauverdiana* Schneid., *P. Benthamiana* Hance, *P. pirocarpa* Vidal, *P. arguta* Lindl. var. *salicifolia* (Dec.) Vidal et *P. impressivena* Hayata var. *urceolocarpa* Vidal.

Je n'indique ici que les particularités nouvelles concernant *P. arguta* Lindl., les autres espèces devant être traitées dans la Flore du Cambodge-Laos-Vietnam.

9 *a*. **Photinia arguta** Lindl.

Lindley, Bot. Reg. **23** : sub t. 1956 (1837). — Type : *Wallich 672*, Pandua, Sylhet, E. Pakistan (K).

var. **arguta**

— *Pourthiaea arguta* Dec., Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Paris **10** : 147 (1874). — Type : le même que précédemment.
— *Pourthiaea arguta* Dec. var. *Wallichii* Hook. f., Fl. Brit. Ind. **2** : 382 (1878) — Type : le même que précédemment.

Cette variété typique est caractérisée par ses inflorescences en corymbes subsessiles pauciflores.

Matériel examiné :

Bengale oriental : *Griffith 2100, 2101, 2102.* — Khasia : *Clarke 14663 A, 43682; Hooker et Thomson s.n.* — Sylhet, *Wallich 672* (type).

9 *b*. **Photinia arguta** Lindl. var. **Hookeri** (Dec.) Vidal, comb. nov.

— *Pourthiaea Hookeri* Dec., Nouv. Arch. Mus. **10** : 148 (1874). — Type : *Hooker et Thomson*, Sikkim (P).
— *Pourthiaea arguta* Dec. var. *Hookeri* Hook. f., Fl. Brit. Ind. **2** : 382 (1878).
— *Photinia mollis* Hook. f., Fl. Ind. **2** : 381 (1878). — Type : *Gamble 451*, Sikkim (K). — *Syn. nov.*

Cette variété a des inflorescences en corymbes plus développés (5-7 cm de long).

Matériel examiné :

Himalaya oriental : *Clarke 14578 B, 36732 F, 44278 B*; *Hooker & Thomson s.n.* 1850; *Gamble 451 F*.

Thailande. — Région N.W. : *Danish Exped.* (1958) *3320*; *Smitinand et Alsterlund 6603*; *Winit 1289*.

9*c*. **Photinia arguta** Lindl. var. **salicifolia** (Dec.) Vidal, comb. nov.

— *Pourthiaea salicifolia* Dec., Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Paris **10** : 148 (1874). — Type : *Griffith 2099*, Bengale oriental (P).
— *Photinia lancifolia* Rehd. & Wils. in Sarg., Pl. Wils **1** : 191 (1912). — Type : *Henry 12833*, Yunnan (A, E, K). — *Syn. nov.*
— *Photinia mollis* Hook. f. var. *angustifolia* Fischer, Kew Bull. **1939** : 335 (1939). — Types : *Kermode 16608*, Birmanie (K). — *Syn. nov.*
— *Photinia lancilimbum* Vidal, Not. Syst. **13** : 298 (1948). — Type : *Poilane 31128*, Bach Ma, Centre Vietnam (P). — *Syn. nov.*
— *Photinia lancilimbum* Vidal var. *turbinata* Vidal, Ibid. : 299. — Type : *Vidal 33*, Bach Ma, Centre Vietnam (P). — *Syn. nov.*
— *Photinia lancilimbum* Vidal var. *petaloconstricta* Vidal, Ibid. : 299. — Type : *Poilane 20517*, Nord Laos (P). — *Syn. nov.*
— *Photinia lancilimbum* Vidal var. *racemosa* Vidal, Ibid. : 299. — Type : *Poilane 27159*, Nord Vietnam (P). — *Syn. nov.*

Matériel examiné :

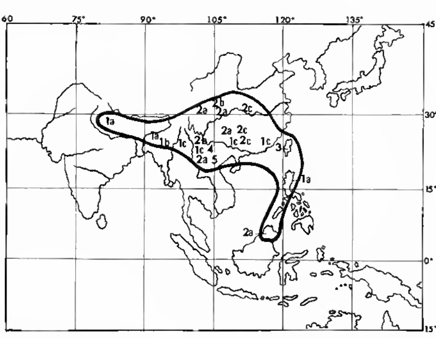
Bengale oriental : *Griffith 2099* (type). — Khasia : *Hooker & Thomson* s.n.
Birmanie. — Région N., Nyitkyina, *Kermode 16608*.
Chine. — Yun Nan : *Henry 12833, 13412*.
Laos. — Prov. Louang Prabang, *Poilane 20517*.
Vietnam (Nord). — Prov. Lai Châu : *Poilane 27159*.
Vietnam (Sud). — Prov. Huê : Bach Ma, 1300 m, *Poilane 29737, 31128, 31137*; *Vidal 33*. — Prov. Haut Donnai : Dran, 1200 m, *Chevalier 40317*.

STRANVAESIA Lindl.

Lindley, Bot. Reg. **23** : sub t. 1956 (1837).

Le genre *Stranvaesia* se distingue du genre *Photinia* principalement par l'ovaire à 5 loges et 5 styles ± soudés et le fruit à déhiscence loculicide à complète maturité. Ce dernier caractère n'est pas toujours facile à observer sur les spécimens d'herbier, d'où les changements observés dans la nomenclature de ce groupe.

Ainsi compris le genre *Stranvaesia* compte 5 espèces réparties dans l'Himalaya oriental (Népal, Assam), la Chine centrale, occidentale et méridionale (Se Tchouen, Kouy Tchéou, Yun Nan, Kouang Si, Fou Kien), les régions septentrionales de Birmanie, de Thailande, du Laos et du Viet-nam, à Formose, aux Philippines (Luzon) et à l'extrême nord de Bornéo (voir carte 2).



Carte 2. — Aire du genre *Stranvaesia* : **1a**, *S. Nussia* var. *Nussia*; **1b**, *S. Nussia* var. *angustifolia*; **1c**, *S. Nussia* var. *oblanceolata*; **2a**, *S. Davidiana* var. *Davidiana*; **2b**, *S. Davidiana* var. *salicifolia*; **2c**, *S. Davidiana* var. *undulata*; **3**, *S. niitakayamensis*; **4**, *S. scandens*; **5**, *S. microphylla*.

Il s'agit toujours d'arbustes orophiles, situés vers 2 000-3 000 m, à floraison printanière (avril à juin).

S. Davidiana avec ses 3 variétés *Davidiana*, *salicifolia* et *undulata* est couramment cultivé dans les jardins d'Europe et d'Amérique du Nord.

Les principaux caractères distinctifs des espèces sont indiqués dans la clé ci-dessous :

1. **Feuilles ± dentées crénelées.**
   2. **Inflorescences tomenteuses ou pubescentes.**
      3. **Limbe oblancéolé ou obovale** .... **1 *a*. *S. Nussia* var. *Nussia*.**
      3'. **Limbe étroitement lancéolé** .... **1 *b*. *S. Nussia* var. *angustifolia*.**

2'. Inflorescences glabres ou à poils épars; limbe oblancéolé ayant 10-12 cm de long.............. **1 c. *S. Nussia* var. *oblanceolata*.**

1'. Feuilles entières.

4. Limbe lancéolé dépassant 3 cm de long.

5. Arbuste dressé.

6. Fruits rouges.

7. Limbe ayant 9 × 3 cm en moyenne.. **2 *a*. *S. Davidiana* var. *Davidiana*.**

7'. Limbe étroitement lancéolé, ayant 6 × 1,5 cm en moyenne................. **2 *b*. *S. Davidiana* var. *salicifolia*.**

7''. Limbe ± ondulé, ayant 7 × 2 cm en moyenne...................................... **3. *S. niitakayamensis*.**

6'. Fruits orangés; limbe ± ondulé, ayant 6 × 2 cm en moyenne................. **2 *c*. *S. Davidiana* var. *undulata*.**

5'. Arbuste grimpant.............................. **4. *S. scandens*.**

4'. Limbe elliptique, ayant 2,5 × 1,5 cm en moyenne, émarginé mucronulé au sommet....................... **5. *S. microphylla*.**

1*a*. **Stranvaesia Nussia** (D. Don) Dec.

Descaisne, Nouv. Arch. Mus. Paris **10** : 178 (1874).

— *Pyrus Nussia* D. Don, Prod. Fl. Nepal. : 237 (1825). — Type : *Hamilton*. Népal.
— *Crataegus glauca* Wall., Cat. n° 673 (1829).
— *Stranvaesia glaucescens* Lindl., Bot. Reg. **23** : t. 1956 (1837); Dec., Nouv. Arch. Mus. Paris **10** : 178 (1874).
— *Eriobotrya ambigua* Merr., Gov. Lab. Publ. Philip. **35** : 19 (1906). — Type : *For. Bur. 2796 (Meyer)*, Mt Mariveles, Luzon. — *Syn. nov.*
— *Eriobotrya oblongifolia* Merr. & Rolfe, Phil. Journ. Sc. **3** : 102 (1908). — Type : *For. Bur. 4680 (Mearns & Hutchinson)*, Mt Malindang, 1 800 m, Mindanao, Philippines (K). — *Syn. nov.*
— *Photinia Harmandii* Card., Not. Syst. **3** : 375 (1918). — Type : *Harmand in Herb. Pierre 1366*, Bolovens, Laos (P). — *Syn. nov.*
— *Stranvaesia ambigua* (Merr.) Nakai, Journ. Arn. Arb. **5** : 72 (1924). — *Syn. nov.*
— *Stranvaesia Harmandii* (Card.) Vid., Not. Syst. **13** : 301 (1948). — *Syn. nov.*

L'espèce décrite par Cardot sous le nom de *Photinia Harmandii* avait été attribuée par nous au genre *Stranvaesia* (1948). Actuellement elle nous apparaît comme une simple forme de *S. Nussia* à feuilles obovales et à inflorescences pubescentes (non tomenteuses blanchâtres comme la forme type).

De même, l'espèce initialement décrite par Merrill sous le nom *Eriobotrya ambigua* a été rapportée avec raison par Nakai au genre *Stranvaesia;* mais nous n'y voyons pas de caractères nettement différents de ceux de *S. Nussia*.

Le spécimen type d'*Eriobotrya oblongifolia* Merr. ne se distingue pas non plus de *Stranvaesia Nussia;* ses feuilles étroitement lancéolées le rapprochent de la var. *angustifolia* (Dec.) Schneid. (= *Stranvaesia glaucescens* Lindl. var. *angustifolia* Dec.) des Monts Khasia (Inde Orientale).

Cardot, in Bull. Mus. Hist. nat. Paris **28** : 191 (1922), avait signalé

la présence de *S. Nussia* en Chine (Kouy Tchéou) d'après le spécimen *Cavalerie 3569*, type de *Pirus Cavaleriei* Lév., qui doit être rapporté à *Stranvaesia Davidiana* Dec. (Cf. REHDER, Journ. Arn. Arb. **13** : 306 (1932).

MATÉRIEL EXAMINÉ (rapporté aux taxa syn. nov.) :

PHILIPPINES. — Luzon : *Bur. Sc. 5586 (Ramos), 29653 (Ramos & Edaño), 31954 (Santos), 33152 (Ramos), 42206 (Ramos), 48644 (Ramos & Edaño); For. Bur. 2796 (Meyer), 4680 (Mearns & Hutchinson), 22916 (Leaño); Loher 2463, 5074; Merrill 724; Vidal 2700; Whitford 1155, 1168, 1307.*

LAOS. — Bolovens : *Pierre 1366* (leg. *Harmand*).

1 *b*. Var. **angustifolia** (Dec.) Schneid.

Schneider, Ill. Handb. Laubh. **1** : 713 (1906).

— *S. glaucescens* Lindl. var. *angustifolia* Dec., Nouv. Arch. Mus. Paris **10** : 178 (1874).
— ?*Eriobotrya oblongifolia* Merr. & Rolfe.

MATÉRIEL EXAMINÉ :

INDE. — Mts Khasia : *Hooker f. & Thomson s.n.* (type, P); *Griffith s.n.*

1 *c*. Var. **oblanceolata** Rehd. & Wils.

Rehder & Wilson in Sargent, Pl. Wils. **1** : 193 (1912).

— *Stranvaesia oblanceolata* (Rehd. & Wils.) Stapf, Bot. Mag. **149** : sub t. 9008 (1924).
— *S. Brandisii* Stapf, Bot. Mag. **149** : sub t. 9008 (1924). — Type : *Buchanan 151*. N. Birmanie (K). — *Syn. nov.*

Cette variété des régions hautes du Yunnan, du N. Birmanie et du Laos (1 200-1 500 m) sera étudiée plus en détail dans le texte de la Flore du Cambodge, du Laos et du Vietnam.

MATÉRIEL EXAMINÉ :

CHINE. — Yunnan : *Henry 11615* (type).
BIRMANIE. — Région Nord : *Buchanan 151.*
THAILANDE. — Région N.W. : *Danish Exped. 6977.*
LAOS. — Xieng Khouang, *Kerr 20996.*

2 *a*. **Stranvaesia Davidiana** Dec. (var. **Davidiana**).

Decaisne, Nouv. Arch. Mus. Paris **10** : 179 (1874).

Cette espèce signalée en Chine occidentale et méridionale, au Vietnam septentrional et à Bornéo sera étudiée plus en détail dans la Flore du Cambodge, du Laos et du Vietnam. Notons ici seulement la synonymie et quelques observations qui s'y rattachent.

— *Stranvaesia integrifolia* Stapf in Hook., Ic. Pl. **23** : t. 2295 (1894). — Type : *Haviland 1071 K*, Mt Kinabalu, 4000 m, Bornéo (K). — *Syn. nov.*
— *S. Henryi* Diels, Bot. Jahrb. **36** : 52 (1905). — Type : *Henry 8953*, Se Tchouen, Chine (K).

— *Pirus Cavaleriei* Lév., Rep. Sp. nov. **11** : 67 (1912). — Type : *Cavalerie 3569*, Kouy Tcheou, Chine (P).
— *Photinia Davidiana* (Dec.) Card., Bull. Mus. Hist. nat. Paris **25** : 399 (1919); Stapf, Bot. Mag. **149** : t. 9008 (1924).
— *Photinia Havilandii* Stapf, Bot. Mag. **149** : sub t. 9008 (1924). — Type : le même que pour *Stranvaesia integrifolia* Stapf. — *Syn. nov.*

Cardot et Stapf avaient classé cette espèce dans le genre *Photinia*. Les observations de Rehder, Journ. Arn. Arb. **7** : 29 (1926), confirment le maintien dans le genre *Stranvaesia* : le fruit à maturité est bien déhiscent en valves loculicides. D'ailleurs Cardot lui-même avait constaté cette déhiscence sur le spécimen *Cavalerie 3569*, type de *Pirus Cavaleriei* Lév., qu'il rapportait à *Stranvaesia Nussia*, mais qui se rattache en fait à *S. Davidiana*, comme l'a montré Rehder dans Journ. Arn. Arb. **13** : 306 (1932).

L'espèce de Bornéo décrite par Stapf sous le nom de *S. integrifolia* a été nommée ultérieurement par le même auteur *Photinia Havilandii*, l'épithète *integrifolia* étant déjà utilisée dans le genre *Photinia*. Ne constatant pas sur le spécimen type de caractères nettement différents de *S. Davidiana* nous considérons les deux taxa comme conspécifiques.

Matériel examiné :

Chine. — Kouy Tcheou : *Cavalerie 3569*. — Se Tchouen : *Fang 3015, 3757, 7854; Henry 8953; Mac Laren AD 88; Rock 24124; Wang 23244; Wilson 1064*. — Thibet oriental : *David s.n.*, 1870 (type). — Yun Nan : *Delavay 3978, s.n.* juil. 1889, *s.n.* oct. 1889, *s.n.* janv. 1890; *Forrest 2451, 5747, 11480, 15058, 19454, 19464, 19697, 20977, 29025; Handel-Mazzetti 10054; Henry 11325; Kingdon Ward 5237; Mac Laren C 128, C 289; Rock 4089, 17363, 24820; Tsai 57327*. — Chine occ. : *Wilson 3505, 4872*.

Vietnam (Nord). — Prov. Lao Kay : *Pételot 7876*.

Bornéo. — North Bornéo, Mt Kinabalu : *Clémens 27112, 30291, 51106; Haviland 1071* K (Type); *Smythies 10635*.

2 *b*. Var. **salicifolia** (Hutch.) Rehd. & Wils.

Rehder et Wilson, Journ. Arn. Arb. **7** : 29 (1926).
— *Stranvaesia salicifolia* Hutch., Bot. Mag. **146** : t. 8862 (1920).

Forme à feuilles étroitement lancéolées.

Matériel examiné (E) :

Chine. — Se Tchouen : *Fang 4247*. — Yun Nan : *Forrest 16990* (?)

2 *c*. Var. **undulata** (Dec.) Rehd. & Wils.

Rehder & Wilson in Sargent, Pl. Wils. **1** : 192 (1912).
— *Stranvaesia undulata* Dec., Nouv. Arch. Mus. Paris **10** : 179 (1874); Stapf, Bot. Mag. **138** : t. 8418 (1912). — Type : *Perny*, Kouy Tcheou, Chine (P).

Rehder (l. c.) a noté la grande variabilité de cette forme qu'il n'est pas toujours possible de bien distinguer de la forme type. Si l'on en croit Stapf, la coloration orangée des fruits serait le meilleur caractère distinctif.

Matériel examiné :

Chine. — Hou Pe : *Henry 1760, 2807, 4080, 5698, 5698 B.* — Kouang Si : *Tsang 22443.* — Kouy Tchéou : *Cavalerie s.n., 3234, 3572; Cavalerie et Fortunat 1671; Perny s.n.* 1858 (type); *Steward, Chiao et Chieo 477, 578.* — Se Tchouen : *Fang 962, 1384, 5684, 10297; Farges 82, 779, 925 p.p.; Rock 24568.* — Yun Nan : *Delavay s.n.* 1894 Ducloux *2098, 4615; Tsai 57947.* — Chine centr. : *Wilson 1067.*

3. **Stranvaesia niitakayamensis** (Hayata) Hayata.

Hayata, Ic. Pl. Form. **8** : 33 (1919); Li, Lloydia **14** : 237 (1951); Woody Fl. Taiwan : 328 (1963).
Voir synonymie in Li (l.c.).

Cette espèce considérée comme endémique de Formose où elle est localisée en altitude (2 500 m) se différencie difficilement de *S. Davidiana* et devrait sans doute être assimilée à cette dernière comme *S. integrifolia* de Bornéo.

Matériel examiné (P) :

Formose : Arisan, 2 500 m, *Faurie 77, 1371* (syntypes de *Photinia undulata* Card. var. *formosana* Card.).

4. **Stranvaesia scandens** (Stapf) Hand.-Mazz.

Handel-Mazzetti, Symb Sin. **7** : 483 (1933).

— *Photinia scandens* Stapf, Bot. Mag. 149 : sub t. 9008 (1924). — Type : *Forrest 9329*, Yun Nan, Chine (E).

Espèce du Yun Nan, voisine de *S. Davidiana*, mais à port grimpant. Elle a le même aspect extérieur que *Photinia integrifolia* Lindl. dont elle ne se distingue que par le nombre de loges et de styles (5 au lieu de 2).

Matériel examiné (E) :

Chine. — Yun Nan, 2 500 m, *Forrest 9329* (type).
D'autres spécimens du Yun Nan non examinés figurent sous ce nom dans l'Herbier d'Edimbourg : *Forrest 15943, 16078, 19134, 19137, 19239.*

5. **Stranvaesia microphylla** Vid.

Vidal, Not. Syst. **13** : 300 (1948).

Cette espèce du Vietnam septentrional sera étudiée dans la Flore du Cambodge-Laos-Vietnam.

A exclure du genre *Stranvaesia*

6. *Stranvaesia amphidoxa* Schneid., Bull. Herb. Boiss., sér. 2, **6** : 319 (1096); Ill. Handb. Laubh. **1** : 713. fig. 394 (1906).
= **Photinia amphidoxa** (Schneid.) Rehd. & Wils in Sargent, Pl. Wils. **1** : 190 (1912). (Sect. *Pourthiaea*).

7. *Stranvaesia digyna* Sieb. & Zucc., Abh. Phys. Math. Akad. Wiss. Münch. **4**, 2 : 129 (1845); Fl. Jap. Fam. nat. **1** : 21 (1845).
= **Photinia villosa** (Thunb.) DC., Prodr. **2** : 631 (1825).

8. *Stranvaesia glaucescens* Lindl. var. *yunnanensis* Franch., Pl. Delav. : 226 (1889).

= **Photinia Davidsoniae** Rehd. & Wils., *fide* Cardot, Bull. Mus. **25** : 401 (1919).

Le spécimen type de cette variété *yunnanensis* — *Delavay 1992*, Yunnan, Chine — présente 50 % de fleurs à 3 styles et 50 % de fleurs à 4 styles.

9. *Stranvaesia impressivena* (Hayata) Masamume, Ann. Rep. Taihoku **2** : 127 (1932).

= **Photinia impressivena** Hayata, Ic. Pl. Form. **5** : 67 (1915), *fide* Metcalf, Bot. Mag. Tokyo **53** : 390 (1939).

10. *Stranvaesia Rosthorni* Schneid., Ill. Hand. Laubh. **1** : 713 (1906).

D'après SCHNEIDER (l. c.) cette espèce est très voisine de *Stranvaesia amphidoxa* Schneid. Elle doit donc être transférée dans le genre *Photinia*, sect. *Pourthiaea*, comme celle-ci.

INDEX DES TAXA CITÉS

N. B. — Les combinaisons nouvelles sont en caractères gras; les synonymes en italique.

INDEX DES COLLECTEURS

A. Numéros des espèces

Photinia.

1. *Photinia prunifolia* (Hook. & Arn.) Lindl.
2. — *glabra* (Thunb.) Maxim.
3. — *Davidsoniae* Rehd. & Wils.
4. — *serrulata* Lindl.
5. — *Lindleyana* Wight & Arn.
6. — *Griffithii* Dec.
7. — *glomerata* Rehd. & Wils.
8. — *integrifolia* Lindl.
8*a*. — — var. *integrifolia*.
8*b*. — — var. *Notoniana* (W. & A.) Vidal.
8*c*. — — var. *flavidiflora* (Sm.) Vidal.
8*d*. — — var. *dasythyrsa* (Miq.) Vidal.
9*a*. — *arguta* Lindl. var. arguta.
9*b*. — — var. *Hookeri* (Dec.) Vidal.
9*c*. — — var. *salicifolia* (Dec.) Vidal.

Stranvaesia.

1. *Stranvaesia Nussia* (Don) Dec.
1*a*. — — var. *Nussia*.
1*b*. — — var. *angustifolia* (Dec.) Schneid.
1*c*. — — var. *oblanceolata* Rehd. & Wils.
2*a*. — *Davidiana* Dec. var. *Davidiana*.
2*b*. — — var. *salicifolia* (Hutch.) Rehd. & Wils.
2*c*. — — var. *undulata* (Dec.) Rehd. & Wils.
3. — *niitakayamensis* Hayata.
4. — *scandens* (Stapf) Hand.-Mazz.
5. — *microphylla* Vidal.

B. Numéros des collecteurs et des espèces correspondantes

N. B. — A la suite du numéro du collecteur figure le numéro de l'espèce correspondante d'après la liste précédente (A).

Photinia.

D'Alleizette s.n. 1909 : **1**. — *Anderson 83* : 8d; *Anderson s.n.* (in Herb. Pierre) : 8a. — *Backer 9863, 12583* : 8. — *Beccari 299* : 8d. — *Blume s.n.* 1846 : 8d. — *Bodinier 1087* : 1. — *Bünnemeyer 4082, 9718* : 8. — *Cavalerie 1063* : 2; *2946, 3009* : 4; *3129, 8122* : 2. — *Cheng 3940* : 2. — *Chevalier 40317* : 9c. — *Ching 1435* : 2; *1992, 2174* : 1; *2238* : 4; *2474, 2517, 3167, 3272* : 2. — *Chu 4012* : 3. — *Chun 5722* : 2; *7335* : 1. — *Chun* et *Tso 44151* : 1. — *Chung 2174, 3332* : 1; *Chung s.n.* 1925 : 3. — *Clarke 14578 B* : 9b; *14663 A* : 9a; *36732 F* : 9b; *43682* : 9a; *44278 B* : 9b. — *Courtois 25739* : 2. — *Danish Exp. 2273* : 2; *3320* : 9b. — *Delavay 1118* : 7; *1992* : 3; *2039, 2573, 4251, s.n.* 1884, *s.n.* 1888, *s.n.* 1890 : 7. — *Ducloux 637, 2401, 3949, 4242* p.p. : 7; *4243* : 4; *7674* : 8c. — *Elbert 243, 246* : 8. — *Farges 821* : 4. — *Faurie 2316, 2584, 11589, 11930* : 2. — *Forbes 3558, 3832, 3880 a* : 8d. — *Ford 65* : 1. — *Forrest 487* : 7; *4710* : 8a; *6753* : 7; *8079* : 8c; *8126* : 8a; *9294* : 8c; *10539, 10681, 10702, 10886, 11471, 11858* : 7; *11864* : 8a; *12119* : 8c; *13839* : 7; *16033* : 8a; *16041* : 7; *16088* : 8c; *17512* : 8a; *17722* : 7; *17786* : 8c; *18576* : 8a; *19248, 20131, 21502, 22514, 23216* : 7; *24086, 24821* : 8c; *25204* : 8a; *25291, 25307, 25384* : 8c; *25838* : 8a; *26205* : 8c. — *Fortune 3A* : 2; 30 *A* : 4. — *Gallatly 601* : 8a. — *Gamble 451 F* : 9b; *9809* : 8a. — *Goring s.n.* 1851 : 8d. — *Griffith 333, 376* : 8b; *2087* : 6; 2095 : 8b; *2096, 2097* : 8a; *2098* : 8b; *2099* : 9c; *2100, 2101, 2102* : 9a. — *Hance 1174* : 1. — *Handel-Mazzetti 11382* : 1. — *Henry 1490* : 4; *1649* : 3; *11716, 11716 A* : 7; *12833, 13412* : 9c. — *Herb. For. Tonkin (Prades) 44, Herb. For. Tonkin (Beauchaine) 116* : **1**. — *Herb. Univ. Amoy 566* : 2. — *Hooker s.n.* 1850 : 9b. — *Hooker f.* et *Thomson s.n.* : 5; 8a; 8b; 9a; 9b; 9c. — *Horsfield 432* : 8. — *Hu 90* : 1. — *Jacobs 4491* : 8; *4669* : 1. — *Junghum 297* : 8. — *Karatana 50* : 2. — *Kermode 16608* : 9c. — *Kerr 21053* : 8b. — *King's Coll. 214* : 8a. — *Latouche s.n.* 1898 : 2, — *Lau 659, 690* : 1. — *Law 461* : 3. — *Leschenault 63, 128* : 5. — *Li 108* : 2. — *Mac Clure 13316* : 1. — *Mac Laren C 158* : 7. — *Maire 1731* : 7. — *Maximowicz s.n.* 1862 : 2. — *Meyer 3287* : 1. — *Metcalf 7353* : 1. — *Miquel s.n.* : 8d. — *Perrotet 122, 347, 348 p.p.* : 5; *348 p.p.* : 8b. — *Pételot 3819, 3819 bis* : 8a; *3866* : 1; *8601* : 8a. — *Pierre 4257* : 8b. — *Poilane 3353, 4881, 8103, 8121* : 1; *16481* : 3; *18987* : 1; *20517, 27159, 29737, 31128, 31137* : 9c. — *Premrasmi 106* : 2. — *Rémy s.n.* 1863 : 8a. — *Rock 3082, 23008, 23507* : 7. — *Savatier 394* : 2. — *Schneider 786* : 7. — *Silvestri 933* : 4. — *Smith s.n.* 1895 : 8. — *Smitinand 1077, 3088, 3116* : 2. — *Smitinand* et *Alsterlund 6603* : 9b. — *Somphong 22* : 2. — *Soulié 1421* : 7. — *Steward, Chiao et Cheo 597, 765, 836, 863, 925* : 2. — *Thep Anuwong 46* : 2. — *Thwaites 136* : 8b. — *To et Tsang 12425* : 2. — *De la Touche 77* : 1. — *Tsang 20122, 20402* : 1; *20660, 20994* : 2; *21013, 21181* : 1; *21489* : 2; *21670, 22280, 22578, 23020, 23160, 23434* : 1. — *Tsiang 597, 841, 1150* : 1; *1250* : 2. — *Tsui 326* : 1. — *Vidal 33* : 9c. — *Wallich 195* : 8b; *669* : 8a; *672* : 9a. — *Wang 35704* : 1. — *Watt 5134* : 8b. — *Wight 922* : 5; *923, 924* : 8b; *1012, 1013* : 5; *1014*; 8b. — *Wilson 167 a* : 3; 391 : 4; *391a, 462, 484, 685* : 3. — *Winit 1289* : 9b. — *Wright 156* : 1. — *Zollinger 623* : 2; *1922 p.p.* : 8; *1922 p.p.* : 8b *2965* : 8d.

Stranvaesia.

Buchanan 151 : 1c. — *Bur. Sc. (Ramos) 5586, Bur. Sc. (Ramos* et *Edaño) 29653, Bur. Sc. (Santos) 31954, Bur. Sc. (Ramos) 33152, 42206, Bur. Sc. (Ramos* et *Edaño) 48644* : 1a. — *Cavalerie 3234* : 2c; *3569* : 2a; *3572, s. n.* : 2c; *Cavalerie* et *Fortunat 1671* : 2c. — *Clémens 27112, 30291, 51106* : 2a. — *Danish Exp. 6977* : 1c. — *David s. n.* 1870 : 2a. — *Delavay 3978, s. n.* juil. 1889, *s. n.* oct. 1889, *s. n.* janv. 1890 : 2a; *s. n.* mai 1894 : 2c. — *Ducloux 2098, 4615* : 2c. — *Fang 962, 1384* : 2c; *3015, 3757* : 2a; *4247* : 2b; *5684*; 2c; *7654* : 2a; *10297* : 2c. — *Farges 82, 779, 925 p.p.* : 2c. — *Faurie*

77, 1371 : 3. — *For. Bur. (Meyer) 2796, (Mearns* et *Hutchinson) 4680, (Leaño) 22916* : 1. — *Forrest 2451, 5747* : 2*a*; *9329*: 4; *11480, 15058*: 2*a*; *15943, 16078*: 4; *16990* : 2*b*; *19134, 19137, 19239*: 4; *19454, 19697, 20977, 29025*: 2a. — *Handel-Mazzetti 10054* : 2a. — *Haviland 1071 K*: 2a. — *Henry 1760, 2807, 4080, 5698, 5698 B*: 2*c*; *8953, 11325*: 3a. — *Hooker* et *Thomson s. n.*: 1*b*. — *Kerr 20996*: 1c. — *Kingdon Ward 5237*: 2a. — *Mac Laren A D 88, C 128. C 289*: 2a. — *Loher 2463, 5074*: 1. — *Merrill 724*: 1. — *Perny s. n.* 1858 : 3c. — *Pételot 7876*: 2a. — *Pierre 1366*: 1. — *Rock, 4089, 17363, 24124*: 2*a*; *24568*: 2*c*; *24820*: 2a. — *Smythies 10635*: 2a. — *Steward, Chiao* et *Chieo 477, 578*: 2c. — *Tsai 57327*: 2*a*; *57947*: 2c. — *Tsang 22443*: 2c. — *Vidal 2700*: 1. — *Wang 23244*: 2a. — *Whitford 1155, 1168, 1307*: 1. — *Wilson 1064*: 2*a*; *1067*: 2*c*; *3505, 4872*: 2*a*.

LE BOURGEONNEMENT ÉPIPHYLLE SPONTANÉ DES FOUGÈRES TROPICALES [1]

par

MARGUERITE MARCHAL

RÉSUMÉ : Étude du bourgeonnement épiphylle sur une cinquantaine d'espèces de Fougères tropicales.

Ces « bourgeons » sont constitués, dans les premiers stades, par une protubérance méristématique protégée par des écailles de valeur trichomale; ils sont toujours situés sur une nervure. Ils se développent ensuite en une plantule qui devient un individu semblable à la plante-mère.

Ces « bourgeons » diffèrent, suivant les espèces, par leur localisation, leur morphologie, leur degré de tubérisation, leurs rapports avec la plante-mère, le mode de multiplication réalisé, diversité qui suggère une classification morphologique de ce bourgeonnement. Cette classification se revèle sans rapport direct avec la taxinomie des Filicales, bien que la présence et la morphologie de ces « bourgeons » aient une valeur systematique au niveau de l'espèce.

∴

SUMMARY : Study of epiphyllous buds of about 50 species of tropical ferns.

In the early stages of their development, these buds are composed of a small meristematic protuberance surrounded by epidermal scales; they are always seated on a vein. They develop into a plantlet which becomes similar to the mother-plant.

The buds of the various species differ by their situation, their morphology, the importance of their storage tissues, their relations with the mother-plant; that variety of characters suggests a classification of the types of buds. That classification is not directly related to the taxonomy of the Filicales, though the presence and the morphology of those buds have a value to distinguish the species.

∴

I. INTRODUCTION

LE BOURGEONNEMENT ÉPIPHYLLE EN GÉNÉRAL. TERMINOLOGIE.

Le bourgeonnement épiphylle est la production sur les feuilles d'ébauches qui se développent en un nouvel individu capable de s'enraciner et de vivre indépendamment de la plante-mère. Les « bourgeons »

1. Résumé d'une thèse de 3[e] Cycle préparée au Laboratoire de Botanique tropicale de la Faculté des Sciences de Paris sous la direction de M. le Professeur SCHNELL.

épiphylles apparaissent ainsi comme des bourgeons adventifs, par opposition aux bourgeons normaux qui sont terminaux ou axillaires.

Comme l'a souligné CHOUARD, le bourgeonnement adventif est soit spontané, soit provoqué. Dans le premier cas, il s'intègre dans le développement de la plante, alors que dans le second, il n'apparaît que sur des feuilles sectionnées, et paraît ainsi le résultat de la levée d'une inhibition existant normalement chez la plante [1].

Représenté dans de nombreux groupes végétaux, depuis les Ptéridophytes jusqu'à divers genres d'Angiospermes, le bourgeonnement épiphylle est particulièrement fréquent chez les plantes grasses et chez les Fougères. McVEIGH (1937) cite environ 200 espèces de Fougères possédant un bourgeonnement épiphylle. Ce nombre élevé donne une idée de l'importance du phénomène dans ce groupe. Il ne s'agit là que de bourgeonnements spontanés. McVEIGH cite, de plus, une trentaine d'espèces chez lesquelles différents auteurs ont signalé un bourgeonnement sur des feuilles isolées ou privées de leur sommet (bourgeonnement provoqué).

La terminologie relative à ces formations varie suivant les auteurs; le plus souvent, le terme *bourgeon* est utilisé; on emploie le terme *bulbille* dans le cas de « bourgeons » nettement tubérisés et bien individualisés; dans les ouvrages de Systématique de langue anglaise, les auteurs utilisent soit le terme *bud* soit le terme *gemma* [2]; divers morphologistes américains ont proposé le terme *embryo;* ce terme nous semble assez descriptif pour caractériser ces formations, mais nous avons conservé provisoirement le terme plus général *bourgeon*, bien qu'il soit appliqué ici à des structures différentes des véritables bourgeons.

Nous utiliserons indifféremment les termes « fronde » ou « feuille », sans préjuger de la valeur morphologique des frondes de Fougères par rapport aux feuilles de Phanérogames. Nous avons appelé f_1, f_2, f_3, les premières feuilles produites par le bourgeon, contrairement à la terminologie de M. et R. SNOW et de WARDLAW en phyllotaxie, pour lesquels I_1 (f_1) correspond à la dernière feuille formée.

HISTORIQUE

Sur le plan morphologique et anatomique, la question du bourgeonnement épiphylle a été développée dans plusieurs ouvrages généraux : SACHS, GOEBEL, VELENOVSKY, WETTSTEIN. En 1934, CHOUARD a publié une importante mise au point de la question.

Chez les Phanérogames, mentionnons les travaux de plusieurs botanistes américains, particulièrement sur les Crassulacées : BEALS (1923), HOWE (1931), NAYLOR (1932), YARBROUGH (1932, 1934). En ce qui concerne les Monocotylédones, rappelons les travaux de CHOUARD.

1. Dans le bourgeonnement provoqué, on distingue deux cas : production de « bourgeons » sur le cal, ce qui est le plus répandu, et production de « bourgeons » à la surface du limbe, aux aisselles des nervures *(Begonia rex)*.

2. Ce terme est aussi utilisé pour désigner des rameaux axillaires caducs chez les Lycopodes (cf. TAKEUCHI, 1962).

Chez les Ptéridophytes, le bourgeonnement épiphylle est amplement mentionné dans les ouvrages de taxinomie (Tardieu-Blot, Alston, Harley) où il est utilisé comme critère spécifique.

Sur le plan structural, il a fait l'objet d'assez nombreux articles de détail : Kunze (1849), Hofmeister (1857), Heinricher (1879 à 1894), Zimmermann (1881), Druery (1822 à 1885), Rostowzew (1894). Kupper, en 1906, a étudié en détail l'anatomie du bourgeonnement chez une dizaine d'espèces de Fougères à bourgeonnement apical, et établi une classification des types de bourgeonnement. Les descriptions et la classification de Kupper paraissent manquer beaucoup de précision. Plus récemment, une étude précise a été faite sur le bourgeonnement d'une Fougère américaine, *Camptosorus rhizophyllus*, par McVeigh en 1934 et 1936 et par Yarbrough en 1936. En 1937, McVeigh a publié une importante mise au point bibliographique du bourgeonnement épiphylle chez les Fougères. Plus récemment, Penon a étudié l'anatomie des « bourgeons » de deux espèces de Fougères, dans le cadre de la question des hélices foliaires.

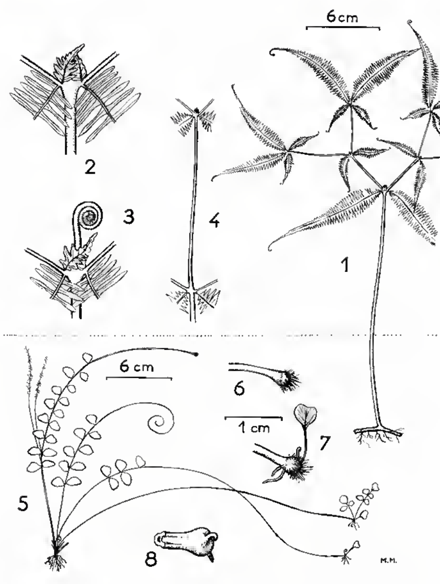
Au point de vue physiologique, le bourgeonnement épiphylle a été surtout étudié chez les Phanérogames. Rappelons les célèbres travaux de Loeb (1926) mettant en évidence le rôle des corrélations chez *Bryophyllum*. Citons également les travaux de Chouard (1930 à 1938), Prévot (1938-1948), Peters (1947). Chez les Fougères, aucune étude physiologique n'a, à notre connaissance, été effectuée sauf le travail de M[me] Aviengne (1961) sur l'action de substances morphogènes sur le développement des bourgeons de *Ceratopteris cornuta*.

BUT DU TRAVAIL ET MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Basé sur l'observation de plantes vivantes et sur des coupes anatomiques, le présent travail, limité aux Filicales, décrit le bourgeonnement épiphylle spontané d'un certain nombre de Fougères tropicales, cherche à en dégager les caractères morphologiques et à en préciser le rôle dans la multiplication végétative. Sur ces observations est basé un essai de classification de ces bourgeonnements.

Au point de vue anatomique, nous n'avons fait qu'une étude sommaire de la structure des bourgeons étudiés; de nombreux points restent à préciser, en particulier l'origine histologique de ces formations.

Les espèces étudiées proviennent principalement d'Afrique, mais aussi d'Amérique, d'Asie et d'Océanie. A titre de comparaison, nous avons également examiné plusieurs Fougères tempérées et en particulier *Cystopteris bulbifera* Bernh. Nous avons pu observer le bourgeonnement épiphylle sur des spécimens vivants, en Afrique occidentale pour quelques espèces, mais surtout dans les serres du Muséum National d'Histoire Naturelle, ainsi que dans la serre du Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau où nous avons constitué une collection d'une dizaine d'espèces gemmifères. Enfin, une étude poursuivie dans les riches herbiers



Pl. 1. — *Gleichenia linearis* : **1**, une fronde; **2**, **3** et **4**, stades sucessifs du développement du bourgeon. — *Anemia rotundifolia* : **5**, plante-mère; **6** et **7**, stades successifs du développement du « bourgeon »; **8**, « bourgeon » dont on a enlevé les écailles.

du Muséum de Paris nous a permis de compléter utilement notre documentation.

Nous remercions M. le Professeur AUBRÉVILLE, Directeur du Laboratoire de Phanérogamie au Muséum National d'Histoire Naturelle pour l'hospitalité qu'il nous a aimablement accordée dans son établissement; nos remerciements vont également à Mme TARDIEU-BLOT, Sous-Directeur au même laboratoire, qui nous a prodigué de nombreux conseils.

Nous exprimons de nouveau notre profonde gratitude à notre maître, M. le Professeur SCHNELL, qui nous a guidée avec bienveillance au cours de nos recherches.

II. ÉTUDE DU BOURGEONNEMENT CHEZ DIVERSES FOUGÈRES

Les espèces mentionnées sont ordonnées suivant la classification adoptée par ALSTON (1959). Les principales synonymies et l'aire des espèces [1] sont indiquées.

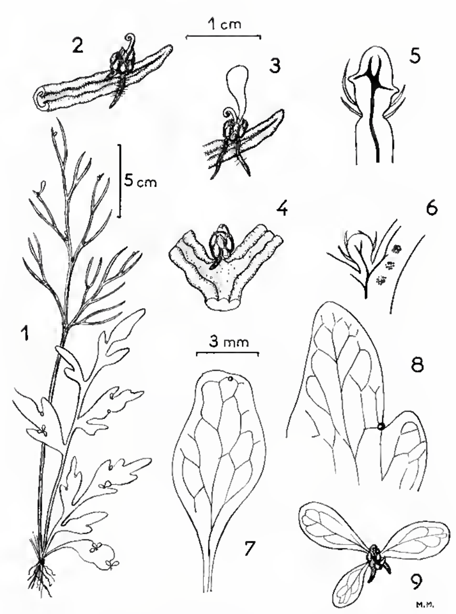
GLEICHÉNIACÉES

Gleichenia linearis (Burm.) Clarke (= *Dicranopteris linearis* (Burm.) Underw., pantrop. Pl. I).

Les frondes de cette espèce, à croissance apparemment indéfinie, arrivent à constituer, dans la végétation secondaire des régions tropicales humides, de grandes draperies. Les frondes (comme celles d'autres espèces du genre) possèdent des « bourgeons » aux fourches de leurs ramifications [2]. Ceux-ci sont protégés par deux lames foliacées, à aspect de stipules, dont la valeur morphologique mériterait d'être discutée. Ils assurent la croissance de la fronde, qui est discontinue, et ne sont donc pas des agents de multiplication végétative. Ils se comportent ainsi comme des bourgeons d'axes, ce qui amène à poser le problème de l'homologie de la fronde de *Gleichenia* avec un système d'axes. Cette interprétation, qui paraît plaider pour l'hypothèse d'une origine caulinaire de la fronde, serait en accord avec le caractère archaïque du genre — en faveur duquel on peut mentionner son aire pantropicale et l'existence du groupe à partir du Trias.

La discontinuité de la croissance de la fronde dans le temps, impliquant une phase de repos des « bourgeons », suggère l'idée d'une dormance de ceux-ci, voire de corrélations inhibitrices, faits comparables à ceux que l'on observe chez des rameaux, et qui sont eux aussi en faveur de son origine à partir d'un système d'axes.

1. Nous utiliserons les abréviations suivantes : pantrop. = pantropical; Af. = Afrique; Am. = Amérique; As. = Asie; Oc. = Océanie; Mad. = Madagascar.
2. HOLTTUM en 1957 a étudié la morphologie de divers genres de Gleichéniacées.



Pl. 2. — *Ceratopteris cornuta* (Beauv.) Lepr. : **1**, plante-mère; **2**, pinnule fertile portant un « bourgeon » subapical; **3**, stade plus avancé du « bourgeon »; **4**, « bourgeon » axillaire; **5**, coupe longitudinale axiale de limbe au niveau d'un « bourgeon » axillaire; **6**, coupe tangentielle de limbe au niveau d'un « bourgeon » axillaire; **7** et **8**, « bourgeons » sur le limbe de frondes primaires; **9**, plantule épiphylle détachée de la plante-mère.

SCHIZAÉACÉES

Anemia rotundifolia Schrad. (Am., Pl. 1), possède trois sortes de frondes :

— frondes terminées par un flagelle effilé, prolongeant le rachis;

— frondes suivantes, dont l'extrémité du flagelle se renfle en une protubérance qui se couvre d'écailles [1];

— frondes fertiles, apparaissant plus tardivement, et présentant également un renflement de l'extrémité du flagelle.

Ce renflement du flagelle qui constitue le « bourgeon », se produit avant que l'extrémité de la fronde, se recourbant, ne touche le sol. A un stade ultérieur, apparaissent des ébauches de racines, abondantes sur la face inférieure, et des ébauches de frondes sur la face supérieure. Ces racines se fixent au sol; la plantule issue du « bourgeon » reste reliée à la fronde-mère jusqu'à ce que cette dernière dépérisse. Ces « bourgeons » paraissent pouvoir être qualifiés, au moins de façon approximative et provisoire, d'apicaux, bien que leur apex ne soit pas situé exactement à l'extrémité du rachis, mais un peu latéralement.

Un mode de bourgeonnement très semblable existe chez *A. radicans* Raddi (Am.).

De nombreuses autres espèces d'*Anemia* ne sont pas prolifères; leurs frondes sont imparipennées. La présence de « bourgeons » possède donc une valeur taxinomique sur le plan spécifique.

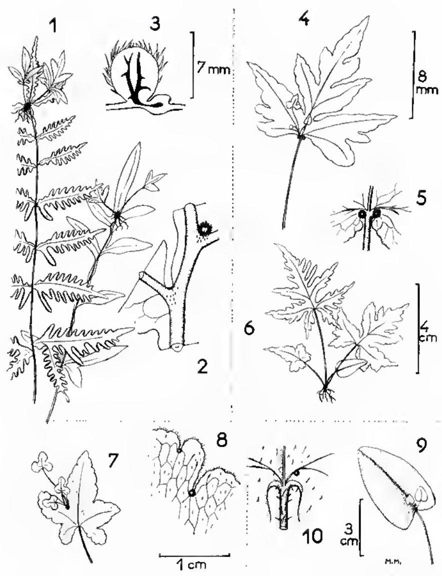
PARKÉRIACÉES

Ceratopteris cornuta (Beauv.) Lepr. (Af., Pl. 2), espèce longtemps rattachée à *C. thalictroides* Brongn., considérée comme pantropicale, est une Fougère aquatique à frondes dimorphes. Frondes stériles et frondes fertiles portent des « bourgeons » insérés sur le limbe, très près de la marge chez les stériles à limbe plan non involuté (fig. 7, 8) et aux aisselles des ramifications chez les frondes fertiles (fig. 4) ou plus rarement dans la région subterminale des segments (fig. 2 et 3). De petite taille, ces « bourgeons » sont protégés par des écailles de nature épidermique bombées et peu nombreuses. Non caducs, ils restent toujours liés à la fronde-mère et s'enracinent lorsque celle-ci dépérit; les plantules feuillées, portées par un fragment de fronde-mère, sont entraînées par l'eau, et assurent la dissémination de l'espèce. Malgré la localisation de ces « bourgeons » à l'aisselle des ramifications chez les frondes fertiles, le bourgeonnement est à qualifier de laminaire.

ADIANTACÉES

De nombreux *Adiantum* sont prolifères, et le type de bourgeonnement est le même chez les diverses espèces étudiées : *A. caudatum* L.

1. Soulignons que les « écailles » qui entourent les « bourgeons » des Fougères sont des formations superficielles qui n'ont rien de commun avec les écailles des bourgeons des plantes supérieures.



Pl. 3. — *Pteris Burtoni* Bak. var. *aethiopica* (Christ) Tard. : **1,** deux frondes, l'une fertile, l'autre stérile; **2,** détail de la localisation du « bourgeon »; **3,** coupe transversale du limbe au niveau du « bourgeon ». — *Doryopteris pedata* Fée : **4,** une fronde gemmifère; **5,** détail de la localisation des « bourgeons »; **6,** plantule épiphylle venant de s'enraciner. — *Hemionitis palmata* L. : **7,** fronde portant une plantule épiphylle; **8,** détail de la localisation des « bourgeons ». — *Hemionitis arifolia* (Burm.) Moore : **9,** fronde portant une plantule épiphylle; **10,** détail de la localisation du « bourgeon ».

(As.), *A. philippense* L. (pantrop.), *A. Schweinfurthii* Kuhn (Af.), *A. soboliferum* Wall. (Af.).

Ce bourgeonnement est très semblable à celui d'*Anemia rotundifolia* décrit plus haut : prolongement du rachis en un flagelle grêle, au sommet duquel se différencie un « bourgeon ». Autant que nos observations nous permettent de conclure, il semble que ce bourgeonnement n'existe que chez des espèces à frondes unipennées ou à limbe entier, c'est-à-dire chez lesquelles le rachis primaire garde sa prééminence.

Le genre *Pteris* lui aussi est riche en espèces prolifères : *P. Burtoni* Bak. (Af., Pl. 3), *P. atrovirens* Willd. (Af.), *P. camerooniana* Kuhn (Af.), *P. prolifera* Hieron (Af.) et *P. similis* Kuhn (Af.) présentent le même type de bourgeonnement : « bourgeon » unique (rarement deux) sur la fronde, à l'aisselle d'une des dernières pennes. Ce « bourgeon » subapical reste toujours lié à la fronde-mère, à laquelle il est largement soudé par sa base; il développe de jeunes frondes et de nombreuses racines et se fixe au sol lorsque la fronde-mère se courbe.

Dans le genre *Doryopteris*, l'espèce américaine *D. pedata* Fée (Pl. 3, fig. 4) a des frondes palmatiséquées qui portent toujours deux « bourgeons » à la base du limbe, de chaque côté du pétiole; la jeune plantule développe plusieurs frondes sur la plante-mère mais nous n'avons pas observé d'abondantes racines comme chez les *Pteris* [1].

Un type de bourgeonnement comparable est réalisé chez *Hemionitis arifolia* (Burm.) Moore Pl. 3, fig. 9), dont les frondes portent un seul « bourgeon » localisé sur le limbe, sur une nervure secondaire très proche de la nervure principale; chez l'espèce *H. palmata* L. (fig. 7 et 8), au contraire, les « bourgeons » sont nombreux et localisés sur la marge du limbe, dans les sinus, mais un seul se développe en plantule, les autres restant à l'état d'ébauches.

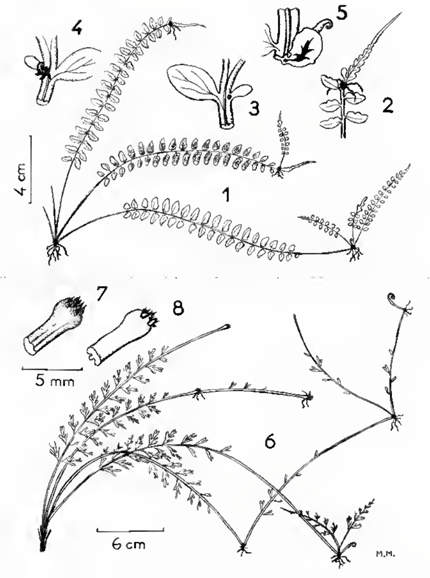
ASPLÉNIACÉES

Cette vaste famille est riche en espèces gemmifères et les types de bourgeonnement rencontrés sont d'une grande diversité.

Chez l'espèce asiatique *Asplenium prolongatum* Hook. (Pl. 4), les frondes étroites, en rosette, ont un bourgeonnement comparable à celui d'*Anemia rotundifolia* et réalisent un marcottage en arceaux; l'espèce africaine *A. vagans* Bak. a le même type de bourgeonnement.

Les deux espèces africaines *A. Barteri* Hook. (Pl. 4) et *A. Dregeanum* Kze. (Pl. 5) dont les frondes ont aussi un limbe étroit à rachis épais, réalisent elles aussi un marcottage en arceaux, et divers auteurs ont signalé leur bourgeonnement comme étant apical; mais la localisation du « bourgeon » est ici nettement subapicale, le « bourgeon » étant situé

1. Ce type de bourgeonnement est tout à fait comparable à celui de la Saxifragacée américaine *Tolmiea Menziezii* Torr. & Gray dont les feuilles produisent des pousses à la base du limbe (Pl. 14).



Pl. 4. — *Asplenium Barteri Hook.* : **1**, plante-mère; **2**, partie supérieure d'une fronde portant un « bourgeon »; **3** et **4**, stades successifs du développement du « bourgeon ». — *Asplenium prolongatum Hook.* : **6**, plante-mère ; **7** et **8**, extrémité du rachis gemmifère, faces supérieure et inférieure.

à l'aisselle d'une des dernières pennes. Certaines de ces frondes ont l'aspect de stolons (rachis épais, pennes réduites, parfois absentes) comme c'est le cas pour le bourgeonnement apical; cette morphologie particulière a été signalée par GOEBEL.

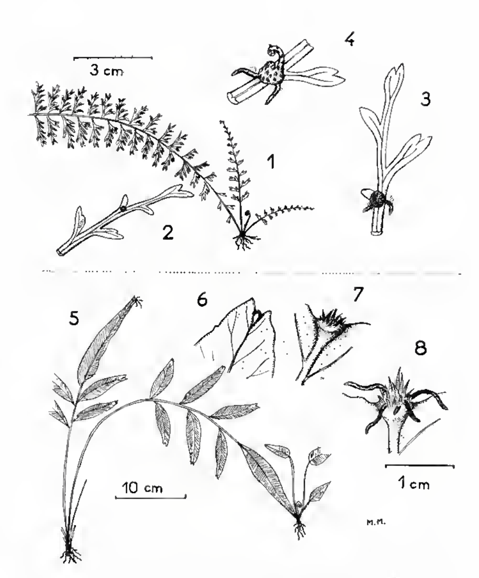
Chez *A. variabile* Hook. (Af., Pl. 6), dont les frondes sont polymorphes, seules les frondes primaires [1], courtes et à limbe entier, sont gemmifères; l'unique « bourgeon » est localisé dans la région subapicale du limbe, à l'aisselle d'une nervure secondaire.

Les frondes d'*A. emarginatum* Beauv. (Af., Pl. 5) ressemblent assez à celles de l'espèce précédente mais ici le bourgeonnement est nettement apical : il y a un « bourgeon » à l'apex émarginé de chaque penne, constitué par un renflement à l'extrémité de la nervure. Seul le « bourgeon » de la penne terminale se développe en plantule, alors que ceux des pennes latérales restent à l'état d'ébauches ne produisent pas de frondes ni de racines; le même gradient se rencontre chez d'autres espèces *(A. variabile, Ceratopteris cornuta)* dont les « bourgeons » les mieux développés sont ceux de l'extrémité de la fronde. Sans écarter l'hypothèse d'une cause de nature hormonale, on peut expliquer ce gradient simplement par le fait que les « bourgeons » de l'extrémité de la fronde sont plus proches du sol, la fronde-mère étant recourbée. Signalons que par contre, ce gradient est inverse chez d'autres Fougères *(Tectaria, Diplazium, Cystopteris)*, où les « bourgeons » de la base de la fronde sont les mieux développés; notons que les « bourgeons » de ces dernières espèces sont des « bourgeons » caducs.

A. gemmiferum Schrad., *A. longicauda* Hook., *A. blastophorum* Hier., *A. Annetii* Alston et *A. viviparioides* Kuhn, ont toutes un bourgeonnement subapical.

A. bulbiferum Forst. (Oc., Pl. 6) et *A. viviparum* (L. f.) Pr. (Mad., Pl. 7), espèces dont les frondes sont très comparables, ont le même type de bourgeonnement, si bien qu'elles sont souvent confondues. Leurs frondes très ramifiées en segments linéaires, portent de nombreux « bourgeons », très peu tubérisés, insérés sur la nervure médiane des segments. Ces « bourgeons » commencent leur développement sur la plante-mère et les jeunes plantes tombent lorsqu'elles comportent 3 à 5 frondes; les racines ne sont que très peu développées — 1 mm de longueur. Nous avons distingué quelques différences dans le bourgeonnement de ces deux espèces, notamment dans la forme et le comportement des plantules : les jeunes frondes des « bourgeons » d'*A. bulbiferum* sont plus grandes, pétiolées et à limbe découpé, tandis que celles d'*A. viviparum* sont petites, sessiles, à limbe entier; les plantules de cette dernière tombent très facilement de la plante-mère alors que celles d'*A. bulbiferum* y persistent très longtemps. On peut ainsi distinguer les deux espèces par leur bourgeonnement épiphylle.

1. Certains auteurs emploient le terme « stérile » pour qualifier les premières frondes produites; signalons aussi le terme « trophophylle » utilisé parfois pour désigner ces premières frondes.



Pl. 5. — *Asplenium Dregeanum* Kze. : **1**, partie supérieure d'une fronde gemmifère; **2, 3** et, **4** différents stades du développement du « bourgeon ». — *Asplenium emarginatum* Beauv. : **5**, plante-mère; **6**, extrémité d'une penne jeune; **7** et **8**, deux stades du développement du « bourgeon ».

THELYPTÉRIDACÉES

Ampelopteris prolifera Copel. (pantrop., Pl. 8) a des frondes à croissance prolongée [1] dont certaines pennes (environ une sur quatre) portent un « bourgeon » s'enracinent facilement et la fixent au sol, puis vivent indépendamment lorsqu'elle dépérit.

ATHYRIACÉES

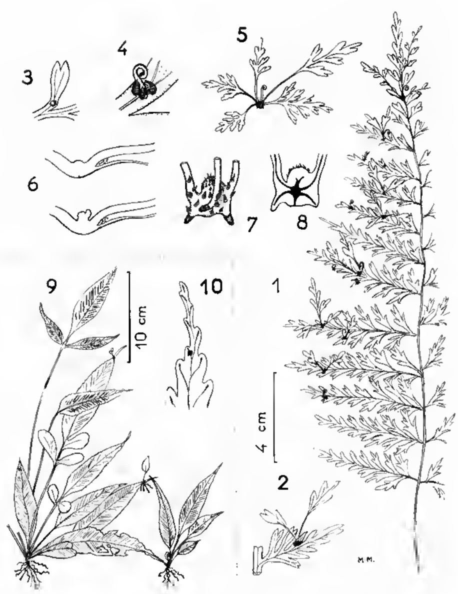
Diplazium proliferum Kaulf. (= *Athyrium proliferum* Milde, Af., Pl. 8). Chez cette espèce, les « bourgeons » sont axillaires comme chez la précédente, mais on en rencontre un à chaque penne, inséré sur la face supérieure du rachis; ils s'individualisent rapidement en une bulbille caduque très tubérisée, contrairement au cas précédent. Cette bulbille présente deux lobes symétriques qui sont les bases des deux premières frondes; entre ces deux lobes on distingue l'apex de la plantule protégé par un indumentum écailleux, d'où partiront les feuilles suivantes.

Cystopteris bulbifera Bernh. (Am. du Nord, Pl. 8). Nous avons décrit le bourgeonnement de cette espèce tempérée, car son bourgeonnement est comparable à celui de l'espèce tropicale précédente. Toutefois, les bulbilles sont ici portées par la face inférieure du rachis, elles ont un aspect plus globuleux car les bases des deux premières feuilles, très tubérisées, ne développent pas de limbe, d'où le terme « cotylédons » que leur ont donné les auteurs américains. L'apex du « bourgeon » est situé à sa base, entre les deux « cotylédons ».

LOMARIOPSIDACÉES

Nous n'avons pas constaté de « bourgeons » épiphylles dans le genre *Lomariopsis ;* par contre, le genre *Bolbitis* (Pl. 9) comporte de nombreuses espèces gemmifères. Les cinq espèces africaines *B. acrostichoides* (Afz.) Ching, *B. salicina* (Hook.) Ching, *B. gaboonensis* (Hook.) Alston, *B. gemmifer* (Hier.) C. Chr. (Pl. 9) ont un bourgeonnement subapical; *B. auriculata* Alston possède un bourgeonnement apparemment axillaire, tandis que l'espèce asiatique *B. heteroclita* (Pr.) Ching (= *Leptochilus heteroclitus* C. Chr. = *Acrostichum flagelliferum* Pr.) a un type de bourgeonnement laminaire. Le limbe des frondes de cette dernière espèce produit d'assez nombreux « bourgeons », mais seuls les « bourgeons » de la partie terminale de la fronde se développent en plantule; ainsi, au premier abord, on peut considérer le bourgeonnement de cette espèce comme subapical, les « bourgeons » qui ne sont pas à l'extrémité de la fronde étant très peu développés (ou inexistants si la plante vit dans un milieu sec).

1. Copeland (1947) décrit à propos d'*Ampelopteris :* « lamina growing indefinitely ». Nous avons pu observer en serres des frondes dépassant 1 mètre.



Pl. 6. — *Asplenium bulbiferum* Forst. : **1**, fronde gemmifère; **2**; penne portant une plantule épiphylle; **3**, pinnule portant un jeune « bourgeen »; **4**, « bourgeon » caché par ses écailles, ayant produit une jeune frende; **5**, plantule épiphylle venant de tomber de la plante-mère; **6**, deux coupes longitudinales axiales du limbe d'une pinnule portant un « bourgeen » (face supérieure) et un sore (face inférieure); **7**, base d'une plantule épiphylle; **8**, coupe axiale de **7**. — *Asplenium variabile* Hook. : **9**, plante-mère; **10**, extrémité d'une fronde portant un jeune « bourgeon ».

ASPIDIACÉES

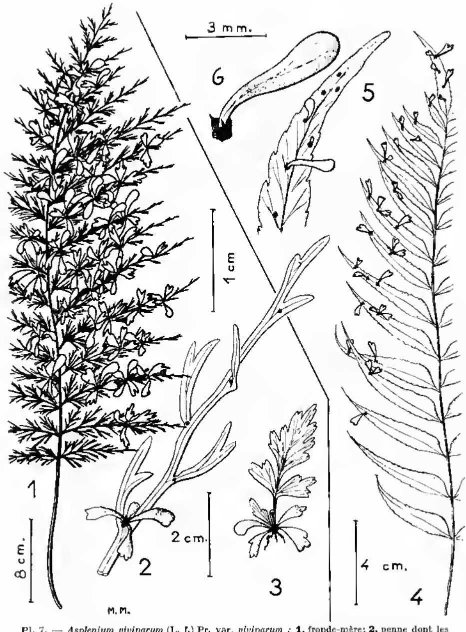
Les quatre fougères suivantes : *Dryopteris decomposita* Kze., d'Asie, *D. Manniana* (Hook.) C. Chr., d'Afrique (Pl. 10), *Polystichum aculeatum* Schott, pantropicale, et *Ctenitis subcoriacea* (C. Chr.) Alston, d'Afrique, ont un port comparable et un bourgeonnement subapical; le « bourgeon », situé dans la région de la fronde qui est très découpée, peut atteindre une taille de plusieurs centimètres, par suite de sa tubérisation et d'un indumentum écailleux très important.

Chez *Ctenitis Jenseniae* (C. Chr.) Tard. (Af., Pl. 11), le bourgeonnement est très différent : les frondes portent de nombreuses bulbilles caduques, insérées sur la face inférieure des segments, comme les sores, avec lesquels elles coexistent. Ces bulbilles ont une forme allongée qui rappelle le rhizome de la plante-mère; elles produisent quelques jeunes frondes, puis, se détachant de la plante-mère, tombent et s'enracinent. *C. Buchholzii* (Kuhn) Alston (= *Tectaria Buchholzii* Copel., Af., Pl. 11) possède un type de bourgeonnement un peu différent, apparemment axillaire, les bourgeons étant insérés sur la marge du limbe de chaque penne, très près du rachis; ces « bourgeons » ont aussi une forme allongée comme ceux de l'espèce précédente.

Tectaria gemmifera Alston et *T. fernandensis* (Bak.) C. Chr. (Pl. 12), deux espèces africaines très voisines, ont le même type de bourgeonnement : les frondes portent dans leur région supérieure des « bourgeons » insérés sur une fine nervure, très proches du rachis principal; alors que dans les espèces précédentes, les bourgeons se trouvaient exclusivement sur la face supérieure (inférieure chez *Ctenitis*), ici, on en trouve sur les deux faces. Dans les premiers stades, ils apparaissent sous forme d'une petite masse globuleuse de quelques mm., puis il se développe deux lobes symétriques qui sont les deux premières feuilles (fig. 4); ces deux premières feuilles ne développent jamais de limbe sur la fronde-mère [1], mais le « bourgeon » se tubérise de façon importante et lorsqu'il a atteint environ 1 centimètre, il tombe. Là, deux cas peuvent se produire : les limbes des deux premières feuilles f_1 et f_2 se développent d'abord, et ensuite les feuilles suivantes f_3, f_4,... émergent de la dépression située entre les deux lobes; mais souvent, au cours de la chute et du transport de la bulbille, les apex des deux premières feuilles ayant été traumatisés, ces dernières ne développent pas de limbe et ainsi les deux premières feuilles qui apparaissent sont f_3 et f_4 (fig. 5 et 6). Les racines apparaissent plus tardivement, fait qui peut être en relation avec la forte tubérisation de ces « bourgeons ». Les cellules qui constituent la bulbille sont remplies de grains d'amidon.

Chez la Fougère américaine *Fadyenia Fadyenii* (Mett.) C. Chr. (= *F. prolifera* Hook.) (Pl. 12), à frondes polymorphes en rosette, seules les frondes stériles, périphériques, sont gemmifères; le « bourgeon » est apical, constitué par un renflement de l'extrémité du rachis; celui-ci

1. Sauf quelques cas exceptionnels.



Pl. 7. — *Asplenium viviparum* (L. f.) Pr. var. *viviparum* : **1**, fronde-mère; **2**, penne dont les segments portent chacun un « bourgeon »; **3**, plantule épiphylle venant de s'enraciner. — *A. viviparum* var. *lineatum* : **4**, fronde gemmifère; **5**, détail d'une penne gemmifère; **6**, « bourgeon » ayant produit une jeune fronde.

n'est pas allongé en flagelle, mais, au contraire, comme chez *Asplenium emarginatum*, le « bourgeon » est situé dans le sinus apical du limbe.

Mais ici, contrairement au cas de cette dernière espèce, on remarque une spécialisation très nette des frondes : les premières frondes formées, qui sont les plus externes, ont un limbe acuminé, recourbé vers le sol, une nervure très épaisse et sont gemmifères, tandis que les frondes plus récentes, qui sont au centre de la rosette, ont un limbe plus large et spatulé, sans nervure principale importante, portent les sores et ne sont pas gemmifères.

BLECHNACÉES

Les deux espèces *Woodwardia orientalis* Sw. et *W. radicans* (L.) Sm. (Pl. 13) ont un port comparable et sont souvent confondues, mais leur type de bourgeonnement est très différent : les frondes de la première portent un seul « bourgeon » subapical très tubérisé, et recouvert d'un épais feutrage d'écailles, tandis que chez la seconde, les « bourgeons » sont nombreux, insérés sur le limbe des segments, très peu tubérisés et caducs. Ici encore, le bourgeonnement épiphylle est un caractère systématique très utile si l'on dispose de frondes gemmifères.

III. CONCLUSIONS SUR LA STRUCTURE DES BOURGEONS

A part le cas des *Gleichenia*, qui est très particulier, toutes les formations que nous avons mentionnées sous le nom de « bourgeons » ont une structure comparable et un développement homologue : elles comportent un apex, un système vasculaire relié à celui de la fronde-mère, produisent des feuilles et des racines et elles sont protégées par un indumentum écailleux à valeur trichomale.

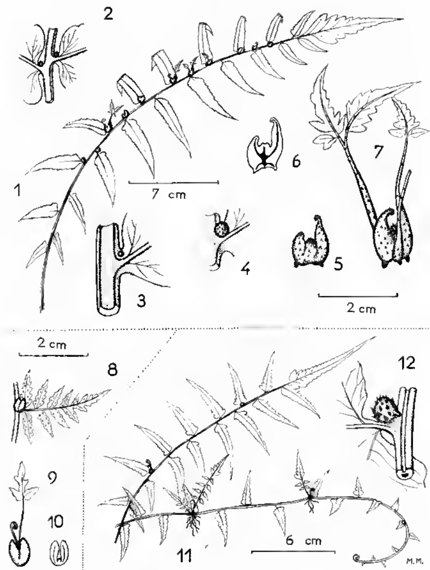
Dans les stades les plus jeunes que nous avons pu observer, ces « bourgeons » sont constitués par un renflement méristématique recouvert d'écailles plus ou moins denses; ensuite apparaissent les primordia foliaires et les ébauches de racines.

A partir de ce stade, la morphologie de ces « bourgeons » diffère suivant les espèces par suite surtout de la tubérisation plus ou moins marquée qui les affecte. Cette tubérisation est très faible dans les cas de bourgeonnement apical; dans les autres cas, son importance est variable suivant les espèces. Dans les cas de forte tubérisation, les « bourgeons » pouvant atteindre plusieurs centimètres d'épaisseur, elle a une localisation variable (cf. Pl. 14) :

— Chez *Ctenitis*, *Tectaria*, elle affecte surtout l'axe, avant l'émission des premières feuilles (fig. 2);

— Chez *Diplazium proliferum*, elle affecte à la fois l'axe et les bases des deux premières feuilles (fig. 3);

— Chez *Cystopteris*, elle affecte seulement les deux premières feuilles (fig. 4).



Pl. 8. — *Diplazium proliferum* Kaulf : **1**, fronde gemmifère ; **2** et **3**, détail de la localisation des « bourgeons » ; **4**, bourgeon à un stade jeune ; **5**, « bourgeon » à un stade plus avancé (on remarque 2 ébauches de racine à la base des 2 lobes correspondant aux bases des 2 premières feuilles) ; **6**, coupe axiale de **5** ; **7**, plantule épiphylle venant de se détacher de la plante-mère (même échelle pour **4**, **5**, **6** et **7**). — *Cystopteris bulbifera* Bernh. : **8**, penne portant un « bourgeon « axillaire ; **9**, « bourgeon » venant de tomber de la plante-mère et ayant développé 2 jeunes frondes ; **10**, coupe axiale d'un » bourgeon ». — *Ampelopteris prolifera* Copel. : **11**, deux frondes gemmifères ; **12**, un « bourgeon » à un stade jeune.

La taille des frondes issues des « bourgeons » est, pour la plupart des espèces, très inférieure à celle de la fronde-mère; leur limbe a, chez quelques espèces, une forme très simple (limbe entier, spatulé, à nervation dichotomique — cf. Pl. 6, 7, 13). Mais chez de nombreuses autres espèces, notamment celles où les « bourgeons » ne sont pas tubérisés et réalisent un marcottage, ces premières frondes ont une morphologie très semblable à celle de la fronde-mère (Pl. 5, 10). Il serait intéressant de comparer les premières frondes des plantules épiphylles avec celles des plantules provenant de la reproduction sexuée.

En ce qui concerne la phyllotaxie et l'ordre d'apparition des feuilles de ces « bourgeons », on distingue deux cas : chez plusieurs espèces à « bourgeons » tubérisés *(Tectaria, Diplazium, Cystopteris)*, les feuilles semblent se développer par paires; mais dans la plupart des cas, on ne distingue pas cette symétrie bilatérale, le « bourgeon » étant constitué, dans ses premiers stades, seulement par la première feuille et une racine (cf. *Asplenium bulbiferum*, Pl. 6), structures rappelant celles qui avaient été mentionnées à l'appui de la théorie de la phyllorhize.

L'ordre d'apparition et le nombre des racines varient aussi beaucoup suivant les espèces. Chez la plupart des espèces à « bourgeons » caducs, les racines, peu nombreuses n'apparaissent que tardivement, après la formation des premières feuilles, qu'elles semblent parfois prolonger (cf. *Diplazium proliferum*, Pl. 8). Au contraire, chez les espèces qui se marcottent, les racines sont nombreuses et apparaissent avant les feuilles (cf. *Pteris Burtoni*, Pl. 3, *Ampelopteris prolifera*, Pl. 8).

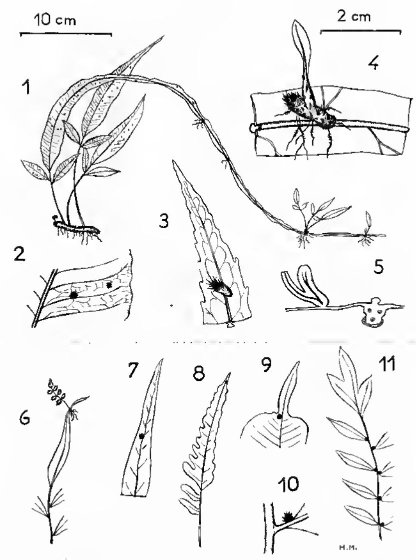
A l'apex des « bourgeons » dont nous avons étudié l'anatomie, nous avons toujours observé, sur des coupes longitudinales axiales, une cellule apicale triangulaire, nettement plus grosse que les cellules voisines.

Au sujet des tissus conducteurs des « bourgeons », nos observations sont conformes à celles de PENON qui distingue, à la base du « bourgeon » une « solénostèle qui se résoud rapidement en une dictyostèle »; cette solénostèle est toujours reliée à la stèle de la fronde-mère qui supporte le « bourgeon ». Nous nous proposons par la suite d'étudier les modalités de ce raccord.

Ces formations sont donc des bourgeons particuliers qui ne correspondent pas exactement à la définition classique; nous proposons de leur appliquer, plutôt que le terme de « *bourgeon* » qui implique le développement en un rameau, le nom de « *gemme* », déjà utilisé par les auteurs anglo-saxons *(gemma)* et moins restrictif que le précédent, puisque leur développement aboutit, non à un rameau, mais à une plante entière.

IV. LES DIVERS TYPES DE BOURGEONNEMENT

Les divers modes de bourgeonnement décrits se différencient surtout par leur localisation sur la fronde et l'importance de la tubérisation des « bourgeons ». Il n'y a d'ailleurs aucun parallélisme entre ces deux ordres de faits, la tubérisation n'étant pas toujours liée à une localisation



Pl. 9. — *Bolbitis heteroclita* (Pr.) Ching : **1,** plante-mère; **2,** partie d'une penne comportant 2 « bourgeons » jeunes; **3,** extrémité d'une fronde jeune portant un « bourgeon »; **4,** « bourgeon » ayant produit une jeune fronde; **5,** coupe transversale du limbe au niveau d'un « bourgeon ». — *B. salicina* (Hook.) Ching : **6,** partie supérieure d'une fronde portant une plantule épiphylle (les pennes de la première feuille de cette plantule sont plus découpées que celles de la fronde-mère). — *B. acrostichoides* (Afz.) Ching : **7,** extrémité de fronde gemmifère. — *B. Laurentii* (Christ) Alston : **8,** limbe d'une fronde; **9,** détail de la localisation du « bourgeon ». — *B. auriculata* Aston : **10,** localisation du « bourgeon »; **11,** limbe d'une fronde gemmifère : il y a un « bourgeon » à la base de chaque penne.

déterminée de l'ébauche. Outre ces deux critères de la localisation et du degré de tubérisation du « bourgeon », d'autres caractères peuvent servir de base à une classification de ces divers aspects du bourgeonnement : le mode de multiplication (marcottage ou dispersion), la morphologie des « bourgeons », leurs rapports avec la plante-mère.

Nous avons opté pour une classification basée sur la localisation du « bourgeon »; on distingue ainsi quatre types principaux :

1. Bourgeonnement apical : la masse du « bourgeon » est constituée par un renflement de l'extrémité du rachis; la fronde, stoloniforme chez certaines espèces, se recourbe vers le sol et le « bourgeon » s'enracine, réalisant un marcottage naturel. A l'intérieur de ce groupe, on distingue plusieurs cas :

- un seul « bourgeon » par fronde :
  - rachis allongé en flagelle au-delà des pennes (*Anemia rotundifolia*, Pl. 1).
  - rachis non allongé en flagelle, le « bourgeon » se trouvant à l'apex de la fronde (*Fadyenia prolifera*, Pl. 12).
- plusieurs « bourgeons » par fronde, un à l'extrémité de chaque penne (*Asplenium prolongatum*, Pl. 4).

2. Bourgeonnement subapical : c'est le type le plus fréquent; le mode de multiplication est aussi un marcottage; il y a un, rarement deux « bourgeons » par fronde; on distingue :

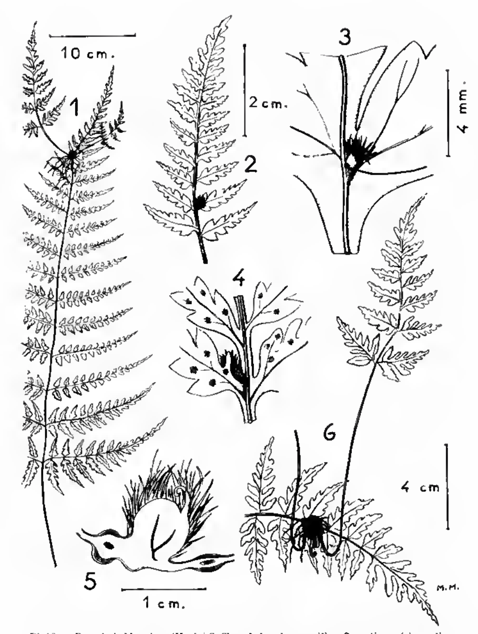
- « bourgeons » peu tubérisés (taille pouvant atteindre quelques mm) portés par une fronde plus ou moins stoloniforme (pennes réduites, rachis épais), marcottage précoce (*Asplenium Barteri*, Pl. 4).
- « bourgeons » tubérisés (plusieurs cm) portés par une fronde deltoïde dressée, le marcottage ne se réalisant que lorsque la fronde est âgée (*Dryopteris Manniana*, Pl. 10).

3. Bourgeonnement axillaire : nombreux « bourgeons » sur le rachis, à l'aisselle des pennes.

- « bourgeons » peu tubérisés, fronde plus ou moins stoloniforme, marcottage (*Ampelopteris prolifera*, Pl. 8).
- « bourgeons » toujours caducs et tubérisés (*Diplazium proliferum*, Pl. 8);

4. Bourgeonnement laminaire : nous groupons dans cette catégorie tous les cas où les « bourgeons » sont portés non par le rachis, mais par une fine nervure, plus ou moins éloignée du rachis; on y distingue de nombreuses variantes :

- « bourgeons » le long du rachis, en séquence acropète, sur une fine nervure tertiaire, très proche du rachis (*Tectaria*, Pl. 12);
- « bourgeons » répartis sur toute la surface de la fronde (*Asplenium bulbiferum*, *Woodwardia orientalis*, Pl. 6 et 13);
- « bourgeons » marginaux (*Hemionitis palmata*, Pl. 3).



Pl. 10. — *Dryopteris Manniana* (Hook.) C. Chr. : **1**, fronde gemmifère; **2**, partie supérieure d'une fronde portant un « bourgeon » jeune; **3**, détail de la localisation du « bourgeon »; **4**, fragment de fronde au niveau du « bourgeon », face inférieure; **5**, coupe transversale du limbe au niveau d'un « bourgeon »; **6**, extrémité d'une fronde recourbée vers le sol (l'apex du « bourgeon » était dirigé vers le sol et les jeunes frondes se sont redressées).

Entre ces principaux types nettement déterminés, il y a des cas intermédiaires, par exemple : *Doryopteris pedata*, *Bolbitis heteroclita* [1].

Cette classification se révèle sans relation avec la systématique, comme on peut le voir sur le tableau I où nous avons cité les espèces étudiées, leur type de bourgeonnement (localisation du « bourgeon ») et leur degré de tubérisation.

En résumé, on peut dégager de cet ensemble polymorphe deux grandes tendances : les « bourgeons » qui réalisent un marcottage, et, d'autre part, ceux qui sont caducs et destinés à être dispersés.

V. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Le présent travail apporte une liste de Fougères à bourgeonnement foliaire, précise les caractères morphologiques de ces « bourgeons » et décrit les processus par lesquels ceux-ci assurent la multiplication végétative de la plante. Bon nombre des espèces mentionnées n'avaient pas encore fait l'objet d'une étude morphologique; pour d'autres, comme certains *Tectaria*, le développement des « bourgeons » n'avait, à notre connaissance, pas encore été suivi.

1. LES TYPES DE BOURGEONNEMENT ET LA TAXINOMIE

Au niveau de l'espèce, le bourgeonnement épiphylle est un caractère systématique valable : la présence de ces « bourgeons »[2] et leur morphologie étant caractéristiques d'une espèce donnée, ce caractère est largement employé dans les flores et clefs de détermination. Mais il n'apparaît pas de relation entre les types de bourgeonnement et les grandes divisions taxinomiques (cf. tableau 1) : on trouve les mêmes types de « bourgeons » à des niveaux très divers dans la classification systématique, et inversement, plusieurs types différents cœxistent dans une même famille et dans un même genre, par exemple le genre *Asplenium* qui comporte des espèces à bourgeonnement apical, subapical et laminaire, — diversité qui n'est peut-être qu'une expression de la grande variabilité morphologique de ce genre énorme.

Ainsi, le bourgeonnement épiphylle, utile pour distinguer les espèces, n'a pas de signification sur le plan des taxa de rang élevé [3].

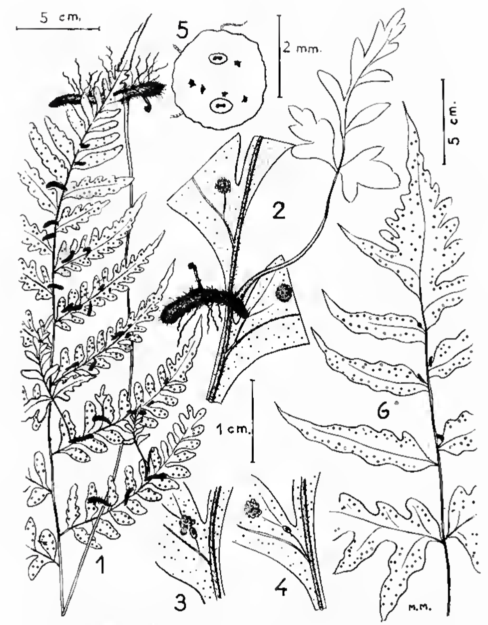
2. PROBLÈMES MORPHOLOGIQUES POSÉS PAR LES BOURGEONS ÉPIPHYLLES

Les problèmes morphologiques diffèrent suivant le type de bourgeonnement.

1. Les « bourgeons » de cette espèces sont laminaires, mais seul le « bourgeon » se trouvant dans la région subapicale de la fronde se développe en plantule.

2. Nous avons toujours observé une constance remarquable des caractères du bourgeonnement au sein d'une même espèce; par ailleurs, rappelons que dans une espèce gemmifère, toutes les frondes ne portent pas de « bourgeons ».

3. Notons toutefois que les cas de « bourgeons » tubérisés destinés à se détacher pour être dispersés sont plus abondants dans les groupes évolués (tableau 1).

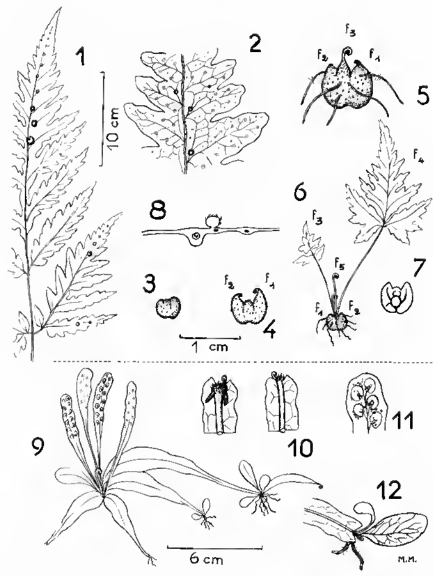


Pl. 11. — *Ctenitis Jenseniae* (C. Chr.) Tard. : **1**, fronde-mère; **2**, plantule épiphylle sur la plante-mère; **3** et **4**, diverses localisations du « bourgeon » (nous n'avons représenté que la cicatrice du « bourgeon »); **5**, coupe transversale du « bourgeon ». — *C. Buchholzii* (Kühn) Alston : **6**, fronde-mère dont les « bourgeons » semblent axillaires.

TABLEAU 1

Espèces classées dans l'ordre systématique		Type de bourgeonnement				Degré de tubérisation
Familles	Espèces	ap.	su.	ax.	la.	
Gleicheniacées	Gleichenia linearis :	×				0
Schizeacées	Anemia rotundifolia, A. radicans :	×				0
Parkeriacées	Ceratopteris cornuta :				×	0
Adiantacées	Adiantum caudatum, A. philipense, A. Schweinfurthii, A. soboliferum :	×				0
	Pteris Burtoni, P. atrovirens, P. camerooniana, P. prolifera, P. Preussii, P. similis :		×			t
	Doryopteris pedata :			?	?	0
	Hemionitis palmata, H. arifolia :				×	0
Aspleniacées	Asplenium Barteri, A. blastophorum, A. Dregeanum, A. gemmiferum A. longicauda, A. variabile, A. viviparioides :		×			t
	A. prolongatum, A. vagans, A. emarginatum :	×				0
	A. bulbiferum, A. viviparum :				×	t
Thelypteridacées	Ampelopteris prolifera :			×		0
Athyriacées	Cystopteris bulbifera, Diplazium proliferum :			×		tt
Lomariopsidacées	Bolbitis acrostichoides, B. salicina, B. gaboonensis, B. gemmifer :		×			0
	B. heteroclita :		?		?	t
Aspidiacées	Dryopteris decomposita, D. Manniana, Polystichum aculeatum :		×			tt
	Ctenitis Jenseniae :				×	tt
	C. Buchholzii :			×		t
	C. subcoriacea :		×			tt
	Tectaria gemmifera, T. fernandensis :				×	tt
	Fadyenia Fadyenii :	×				0
	Woodwardia radicans :		×			tt
	W. orientalis :				×	0

Nous avons suivi la classification d'Alston (1959) pour l'ordre des familles et les noms des espèces. — ap. : apical; su. : subapical; ax. : axillaire; la. : laminaire; t. : tubérisé; tt : très tubérisé.



Pl. 12. — *Tectaria gemmifera* Alston : **1**, fronde gemmifère; **2**, détail de la localisation des « bourgeons »; **3** et **4**, deux stades successifs du développement des « bourgeons »; **5**, « bourgeons » commençant à germer : la 3e fronde est à l'état de crosse; de nombreuses racines ont « percé » la paroi du « bourgeon »; **6**, stade suivant : le « bourgeon » s'est développé en plantule; **7**, coupe longitudinale de **4**; **8**, coupe transversale du limbe au niveau d'un « bourgeon » jeune. — *Fadyenia Fadyenii* (Mett.) C. Chr. : **9**, plante-mère; **10**, extrémité de fronde stérile, face inférieure à gauche, supérieure à droite; **11**, extrémité de fronde fertile; **12**, extrémité de fronde portant une plantule.

A propos des « bourgeons » apicaux se pose la question de l'origine de l'apex du bourgeon ; l'apicale du « bourgeon » est-elle la même que celle de la fronde-mère ou est-elle différente? Dans ce dernier cas, le « bourgeon » serait en réalité subapical. Cette question a été étudiée par plusieurs botanistes (KUPPER, YARBROUGH, MC VEIGH) dont les résultats ne concordent pas.

Les cas de bourgeonnement subapical posent aussi un problème au sujet du déterminisme de la présence de ce « bourgeon » à l'aisselle d'une penne supérieure de la fronde : on peut se demander pourquoi cette penne particulière porte un « bourgeon » alors que les pennes voisines, identiques, n'en possèdent pas; on peut penser que le « bourgeon » se forme lorsque la fronde a atteint un seuil donné de développement.

Ce problème ne se pose pas pour les espèces à bourgeonnement axillaire dont toutes les pennes portent un « bourgeon », sauf pour le cas d'*Ampelopteris prolifera* où on trouve un « bourgeon » toutes les 4 ou 5 pennes, ce qui suggèrerait une certaine périodicité dans l'induction des « bourgeons » au cours de la croissance de la fronde.

Enfin, le cas des « bourgeons » laminaires nous rapproche des « bourgeons » épiphylles qu'on trouve chez les Phanérogames : ils ne se trouvent plus sur le rachis principal mais sur une fine nervure; un bon exemple de cette analogie est fourni par les deux espèces *Doryopteris pedata* (Filicale) et *Tolmiea Menziesii* (Saxifragacée), dont l'aspect des feuilles et le mode de bourgeonnement sont très comparables (Pl. 14).

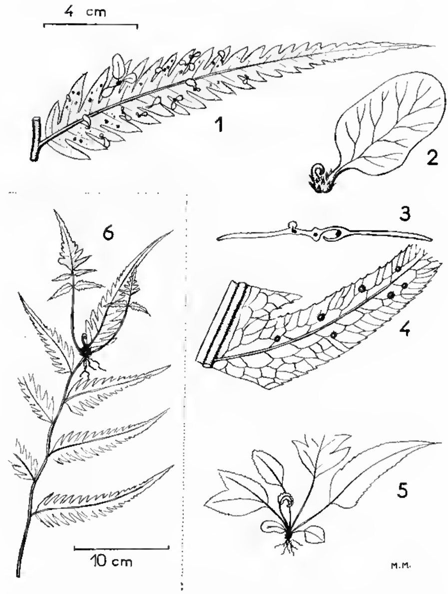
Cette analogie entre les « bourgeons » épiphylles des Fougères et ceux des Phanérogames est un argument en faveur de l'origine télomique des frondes et même des feuilles en général; ajoutons que la plupart des « bourgeons » observés ont une localisation axillaire, le « bourgeon » se trouvant dans la grande majorité des cas, au point de divergence de deux nervures, même lorsqu'il s'agit de bourgeons du type laminaire.

Par ailleurs, la disposition des racines semblant prolonger les frondes des « bourgeons » chez certaines espèces évoque la théorie de la phyllorhize [1]. Dans leurs stades très jeunes, ces « bourgeons » sont constitués par une masse globuleuse pourvue d'un apex; dans un stade ultérieur, ils comportent une fronde et une racine; le problème se pose de savoir si l'apex initial est celui de la première fronde ou celui de la tige de la plantule épiphylle. Nous espérons pouvoir préciser ce point prochainement par l'étude anatomique des stades jeunes.

3. PROBLÈMES PHYSIOLOGIQUES

Chez *Gleichenia*, où les « bourgeons » assurent la croissance de la fronde, on note une discontinuité de cette croissance : entre les phases de croissance, aboutissant à la formation de nouvelles pennes, prennent place des périodes de repos; il semblerait qu'à ce moment les « bourgeons »

1. On sait que CHAUVEAUD a établi, en partie, sa théorie de la phyllorhize sur l'exemple de *Ceratopteris cornuta* Lepr. LACHMANN (1889) avait déjà signalé cet exemple et souligné que c'était là un cas isolé chez les Fougères.



Pl. 13. — *Woodwardia orientalis* Sw. : **1**, penne gemmifère ; **2**, « bourgeon » venant de se détacher de la plante-mère ; **3**, coupe transversale du limbe au niveau d'un « bourgeon » (face supérieure) et d'un sore (face inférieure) ; **4**, détail de la localisation des « bourgeons » ; **5**, plantule s'étant enracinée. — *W. radicans* (L.) Sm. : **6**, partie supérieure d'une fronde gemmifère un seul « bourgeon » subapical, non caduc.

subissent une inhibition ou un arrêt de stimulation, peut-être issus de corrélations ayant leur origine dans les pennes jeunes.

Dans tous les autres cas, les « bourgeons » forment des frondes et des racines alors qu'ils sont encore sur la plante-mère, sauf chez *Tectaria* et *Cystopteris bulbifera*. Chez ces deux espèces, le « bourgeon » se développe en plantule lorsqu'il est séparé de la fronde-mère. Là aussi on pourrait supposer une inhibition exercée par la fronde sur ces « bourgeons », — mais seule une expérimentation permettrait de confirmer cette interprétation.

4. PROBLÈMES CHOROLOGIQUES

Les Fougères gemmifères sont particulièrement abondantes dans les régions tropicales et surtout dans les régions humides (forêt dense tropicale, ravins, bas-fonds, forêts montagnardes tropicales soumises aux brouillards). Le rôle de l'humidité se révèle également au niveau de l'individu : dans les forêts montagnardes de l'Ouest Africain, *Asplenium Dregeanum*, qui vit en épiphyte et en rupicole, présente une multiplication végétative et des « flagelles » particulièrement longs dans les stations les plus humides, telles que les fonds de ravins (observations faites par R. Schnell).

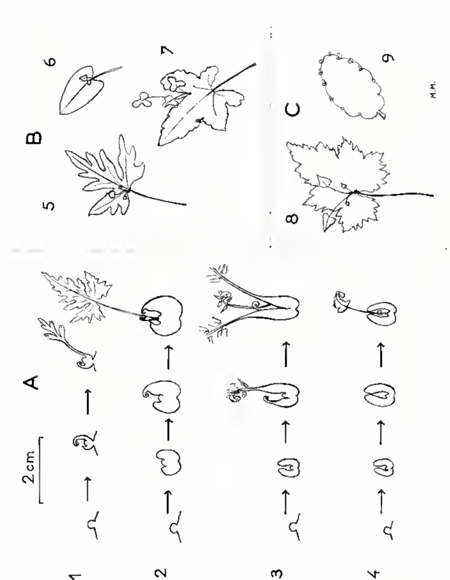
Mais il existe aussi des Fougères gemmifères dans les régions tempérées [1] et dans les régions tropicales sèches. Cette abondance de Fougères gemmifères dans les régions tropicales et humides n'est peut-être qu'une conséquence de la très grande richesse en Fougères de ces régions, — ce qui, évidemment, augmente la diversité des structures et des particularités biologiques.

Ces divers dispositifs réalisés dans le bourgeonnement épiphylle de ces Fougères, permettant, chez certaines espèces, un marcottage de la plante, chez d'autres, une dispersion des plantules épiphylles, semblent efficaces pour la propagation de l'espèce. Pourtant, la plupart des Fougères gemmifères étudiées ont une faible répartition; certaines, comme *Ctenitis Jenseniae* ou *Asplenium emarginatum*, dont les « bourgeons » sont spectaculaires, ne se trouvent que dans quelques stations, alors que certaines espèces colonisatrices, comme de nombreux *Cyclosorus* et *Nephrolepis*, à large répartition, ne sont pas gemmifères. Le bourgeonnement épiphylle n'est donc efficace que pour la dispersion à faible distance, contrairement à la reproduction par spores.

5. PROBLÈMES CYTOLOGIQUES ET ONTOGÉNIQUES

Le développement de ces bourgeons se fait en même temps que celui de la fronde-mère : sur des coupes de frondes très jeunes, encore enroulées en crosse et dont les cellules sont méristématiques, on peut voir des

1. McVeigh cite, entre autres, comme Fougères tempérées gemmifères : *Cystopteris bulbifera* Bernh., *Woodwardia radicans* Sm., *Osmunda regalis* L., *Camptosorus rhizophyllus* Link, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Polypodium vulgare* L., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn...



Pl. 14. — A — Structuro schématique et tubérisation do divers types de « bourgeons » caducs (tous les schémas sont à la même échelle) : **1,** *Asplenium bulbiferum,* laible tubérisation; **2,** *Tectaria* ; forte tubérisatlon de la base indiviso du « bourgoon » avant l'émission des 2 premières feuilles; **3,** *Diplazium* : tubérisation de la base des feuilles; **4,** *Cystopteris* : forto tubérisation de la base des 2 premlèros feullles on « cotylédons » qui ne développent pas de limbe. — B ot C — Comparaison avoc los Phanérogames : en haut, lrondes de Fougères : **5,** *Doryopteris pedato,* **6,** *Hemionitis arifolia,* **7,** *H. palmata;* en bas, feuillos de Phanérogames : **8,** *Tolmiea Menziesii,* **9,** *Bryophyllum calycinum.*

« bourgeons » déjà formés, se présentant sous forme d'une protubérance globuleuse de quelques cellules méristématiques et pourvue d'une apicale triangulaire. Cette origine est très comparable à celle des « bourgeons » spontanés de diverses Phanérogames, qui se forment dès les premiers stades du développement de la feuille *(Bryophyllum daigremontianum, Tolmiea Menziesii)*; elle paraîtrait ainsi à opposer au cas du bourgeonnement provoqué où les bourgeons néoformés proviennent d'une dédifférenciation des tissus de la feuille (*Begonia rex* où, suivant HARTSEMA, l'ébauche caulinaire de la jeune plante se développe à partir d'un méristème issu d'une dédifférenciation de l'épiderme). Nous nous proposons, dans un travail actuellement en cours, de préciser l'ontogénèse des « bourgeons » épiphylles spontanés chez les Fougères.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

ALSTON, A. H. G. — The Ferns and the Fern-allies of West Tropical Africa. Supplement of Flora of West Tropical Africa. Londres (1959).

AVIENGNE, C. — Effets morphologiques de l'acide 2-4-D et de la colchicine sur le développement des bourgeons épiphylles de *Ceratopteris cornuta* (Beauv.) Lepr. Rev. gén. Bot. **68** : 214-233 (1961).

BEALS, C. M. — An histological study of the regenerative phenomena in plants. Ann. Missouri Bot. Gard. **10** : 369-384 (1923).

BOWER, F. O. — The comparative examination of the meristems of ferns as a phylogenetic study. Ann. Bot. **3** : 305-392 (1889).

BUVAT, R. — Recherches sur la dédifférenciation des cellules végétales. Thèse, Paris, et Ann. Sc. Nat. Botanique, 2e sér., **5** et **6** (1944-1945).

CHOUARD, P. — La multiplication végétative et le bourgeonnement chez les plantes vasculaires. Actualités scientifiques et industrielles, **134**, Paris (1934).

CHRISTENSEN, C. — Index Filicum (1906) et suppléments pour les années 1913 à 1933.

DRUERY, C. T. — Proliferous ferns. Gard. Chron. **24** : 244 (1885).

GOEBEL, K. — Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig (1908).

— Pteridophyten in Organographie der Pflanzen. Iena (1918).

HARLEY, W. J. — The Ferns of Liberia. Contribution from the Gray Herbarium of Harvard University, Cambridge, Mass., U.S.A. (1955).

HARTSEMA, A. M. — Anatomische und experimentelle Untersuchungen über das Auftreten von Neubildungen an Blättern von *Begonia rex*. Rec. Trav. Bot. Neerl. **23** : 303-361 (1926).

HEINRICHER, E. — Nachträge zu meiner Studie über die Regenerationsfähigkeit der *Cystopteris*-Arten. Ber. Deut. Bot. Ges. **18** : 109-121 (1900).

HOFMEISTER, W. — Beitrage zur Kenntnis der Gefässkryptogamen. Abh. Kön. Sächs. Ges. Wiss. **3** : 603-682 (1857).

HOLTTUM, R. E. — Revised Flora of Malaya. — Ferns. Singapore (1955).

— Morphology, growth-habit and classification in the family *Gleicheniaceae*. Phytomorphology, **7**, 2 : 168-184 (1957).

HOWE, M. D. — Origin of leave and adventitious secondary roots of *Ceratopteris thalictroides*. Bot. Gaz. **92** : 326-329 (1931).

JOHNSON, M. A. — The origin of the foliar pseudo-bulbils in *Kalanchoe daigremontiana*. Bull. Torrey. Bot. Club **61** : 355-366 (1934).

KUNZE, G. — Knollenbildungen an den Ausläufern der *Nephrolepis*-Arten. Bot. Zeit. **7** : 881-884 (1849).

KUPPER, G. W. — Uber Knospenbildungen an Farnblättern. Flora, Iena **96** : 337-408 (1905).

LOEB, J. — Les bases physico-chimiques de la regénération. Trad. fr. par MOUTON Paris (1926).

McVEIGH, I. — Vegetative reproduction in *Camptosorus rhyzophyllus*. Bot. Gaz. **95** : 503-510 (1934).

— Apical growth of the leaves of *Camptosorus rhyzophyllus*. Am. J. Bot. **23** : 669-673 (1936).

— Vegetative reproduction of the fern sporophyte. Bot. Rev. **3** : 457-497 (1937).

NAYLOR, E. — The morphology of regeneration in *Bryophyllum calycinum* Salisb. Am. J. Bot. **19** : 32-40 (1932).

PENON, G. — La structure solénostélique des bourgeons adventifs d'*Asplenium dimorphum* var. *bulbiferum* Forst. et sa signification morphogénétique. C. R. Acad. Sc. Paris **249** : 153-155 (1959).

— Les phénomènes de tubérisation dans les bourgeons adventifs des Filicinées : le cas d'*Asplenium coadunatum* var. *gemmiferum* Mett. C. R. Acad. Sc. **249** : 742-744 (1959).

PETERS, E. — Le bourgeonnement épiphylle chez *Bryophyllum daigremontianum*. Thèse, Louvain (1947).

PRÉVOT, P. C. — Relation entre l'épiderme et les autres tissus de la feuille dans la néoformation des bourgeons chez *Begonia rex* Putz. Bull. Soc. Roy. Sc. Liège **7** : 288-294 (1938).

— Contribution à l'histologie des phénomènes de néoformation chez *Begonia rex* Putz. Rev. sc., Paris **88** : 275-285 (1948).

ROSTOWZEW, S. — Die Entwicklungsgeschicht und die Keimung der Adventivknospen bei *Cystopteris bulbifera* Bernh. Ber. Deut. Bot. Ges. **12** : 45-57 (1894).

TAKEUCHI, K. — Studies on the development of gemmae in *Lycopodium chinense* Christ and *L. serratum* Thunb. Jap. J. Bot. **18** : 73-85 (1962).

TARDIEU-BLOT, M. L. — Flore générale de l'Indochine, **7**, 2 : 1-544, Paris (1939).

— Les Ptéridophytes de l'Afrique intertropicale française, in Mém. I.F.A.N. **28** (1953).

— Flore de Madagascar, 5e Famille, **1** et **2**, Mus. Nat. Hist. Nat. Paris (1958 et 1961).

VLADESCO, A. — Recherches morphologiques et expérimentales sur l'embryogénie et l'organogénie des Fougères Leptosporangiées. Thèse, Paris (1934).

WARDLAW, C. W. — Experimental and analytical studies of Pteridophytes. Ann. Bot. N. S. **7, 8, 9, 11, 13, 14** (1943-1950).

YARBROUGH, J. A. — Anatomical and developmental studies of the foliar embryos of *Bryophyllum calycinum*. Am. J. Bot. **19** : 443-453 (1932).

— The history of a leaf development in *Bryophyllum calycinum*. Am. J. Bot. **21** : 467-484 (1934).

— The foliar embryos of *Tolmiea Menziesii*. Am. J. Bot. **23** : 16-20 (1936).

— The foliar embryos of *Camptosorus rhizophyllus*. Am. J. Bot. **23** : 176-181 (1936).

— Regeneration in the leaf of *Sedum*. Am. J. Bot. **23** : 303-307 (1936).

ZIMMERMANN, A. — Uber die Scheitelzelle an den Adventivknospen einiger Farnarten. Bot. Centralb. **6** : 175-176 (1881).

UN NOUVEAU GENRE AFRICAIN
OREONESION A. Rayn. *(GENTIANACEAE).*

par Aline Raynal

Une grande Gentianacée, récoltée d'abord par Le Testu en 1933, puis par Davis et Anton Smith en 1957 dans la même région du Gabon, s'est révélée, à l'étude, indéterminable. C'est une annuelle dressée à feuilles charnues et glomérules de fleurs blanches, croissant sur les croupes rocheuses dénudées qui percent la forêt du Nord-Ouest du Gabon, aux confins du Cameroun et du Rio Muni.

Un certain nombre de caractères permettait de rapprocher cette plante du genre *Enicostema* : — l'inflorescence en glomérules axillaires correspondant à des cymes axillaires contractées — les filets staminaux ornés à leur base d'un renflement — le pollen de taille moyenne, en grains isolés tricolpés.

Mais d'autres caractères, auxquels une large place est habituellement accordée dans la classification de la famille, tels que : — le stigmate bilabié et non capité — la base des filets staminaux renflée en boule et non ornée d'une écaille en lame ou en éteignoir — les anthères à connectif non prolongé, écartaient la plante gabonaise des *Enicostema*, qui sont tous très homogènes en ce qui concerne ces caractères.

Outre ces traits majeurs, des caractères mineurs, que l'on peut qualifier de spécifiques, rendent plus aisée la distinction immédiate entre notre plante et les *Enicostema* : — les fleurs toujours tétramères — les feuilles charnues, de taille décroissante vers le haut des rameaux — l'absence de replis interstaminaux au niveau d'insertion des étamines sur la corolle.

Le genre *Enicostema* est encore totalement inconnu en Afrique Occidentale et Centrale : il ne dépasse pas l'Angola [1].

Je pense donc que la création d'un nouveau genre de *Gentianaceae (Gentianae-Erythraeinae)* se justifie.

OREONESION A. Rayn., *gen. nov.* [2].

Herba foliis oppositis vel verticillatis. Inflorescentia e cymis contractis axillaribus composita. Flores regulares. Filamenta basi inflata rotundata.

1. *Enicostema litorale* Bl. a été signalé en Gambie par Baker, Kew Bull. : 273 (1891); Baker et Brown, in Dyer, Fl. Trop. Afr., **4**, 1 : 563 (1903); Hutchinson et Dalziel, Fl. W. Trop. Afr., **2**, 1 : 184 (1931); P. Taylor, in Hutchinson et Dalziel, Fl. W. Trop. Afr., **2**, 2nd ed. : 302 (1963). Mais il semble bien que cela corresponde à une erreur de détermination (Baker, 1891), recopiée par la suite (Hepper, *in litt.*).

2. De ὄρος, montagne, et νῆσος, île, d'après l'écologie des spécimens connus, qui croissent sur des inselbergs.

Antherae biloculares, connectivo non loculos superante. Grana pollinaria separata, ovoidea, tricolpa. Ovarium uniloculare ovulis numerosis. Stylus unicus, stigmata bilabiata.

Enicostemae affinis.

Species typica : *O. Testui* A. Rayn.

Dans le cadre de la classification des *Gentianaceae* établie par Gilg (in Engler et Prantl, Nat. Pflanzenfam., **4**, 2 (1895), le genre *Oreonesion* se place dans la tribu des *Erythraeinae*, à proximité du genre *Enicostema*. La clef des genres de cette tribu (Gilg, loc. cit. : 66, traduit) peut être modifiée ainsi :

A. Graines insérées uniquement sur les bords carpellaires (placentas) plus ou moins intrusifs.
- a. Fleurs nombreuses, régulières, toutes les étamines fertiles.
  - α. Base de l'étamine élargie en un organe glanduleux
    - +. Stigmate capité .... 6 . *Enicostema*
    - ++. Stigmate bilabié .... 6'. *Oreonesion*
  - β. Filet staminal filiforme ou tout au plus à peine élargi à la base.
    - I. Stigmate capité ou en massue, parfois faiblement lobé (5 genres)
    - II. Stigmate nettement et profondément bilabié (6 genres)

Le genre *Oreonesion* n'est encore connu que par l'espèce-type :

Oreonesion Testui A. Rayn., *sp. nov.* [3].

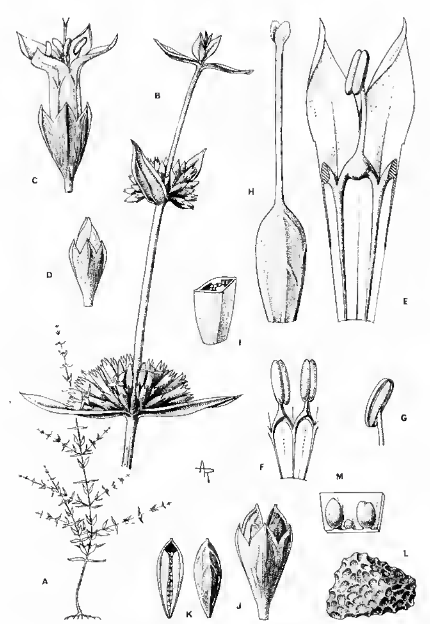
Herba annua, erecta. Folia opposita vel ternata, crassa, lanceolata, sessiles. Inflorescentia e fasciculis sessilibus cymosis contractis composita. Flores 4-meri. Calyx campanulatus, 4 mm longus, sepalis dorso leviter alatis. Corolla alba, tubo 5 mm longo, quadricostato, costis bifurcatis sub ore; lobis 4 lanceolatis acutis, 3,5 mm longis. Stamina exserta, paulo infra orem corollae posita; basis filamenti inflata, rotundata, papillosa, verisimiliter glandulosa. Anthera introrsa, bilocularis, fissis lateralibus dehiscens. Gynoecium carpellis 2; ovarium parum depressum, placentis leviter introgressis, ovulos numerosos gerentibus. Stylus simplex, stigmata bilabiata papillosa.

Holotypus : Le Testu 8972, rocher de Salem, à Elelem, Gabon, région entre Ogooué et Cameroun, 15 janvier 1933; fleurs blanches (P).

Autre échantillon connu : J.M.G. Davis et J. Anton Smith 242, Gabon, 30 km north of Oyem, alt. 750 m, 8 août 1957; open grassy domed hill. Flowers white.

Grande annuelle dressée, d'environ 80 cm de haut; tige unique à la base, portant quelques longs rameaux divariqués. Cette tige, ronde, rigide, épaisse à la base de 5 mm, s'amincit graduellement vers le sommet

3. Espèce dédiée à M. Le Testu qui, le premier, récolta cette plante.



Oreonesion Testui A. Rayn. : **A**, port de la plante, × 1/10 ; **B**, rameau fleuri, × 2 ; **C**, fleur, × 5 ; **D**, bouton floral, × 5 ; **E**, portion de corolla à l'anthèse, montrant l'insertion d'une étamine, × 10 ; **F**, étamines jeunes, prises dans un bouton, × 10 ; **G**, anthère vue de profil, × 10 ; **H**, pistil, × 10 ; **I**, ovaire coupé transversalement, × 10 ; **J**, fruit mûr, × 5 ; **K**, valves de la capsule, vues interne et externe, × 5 ; **L**, graine, × 50 ; **M**, glandes de la base du calice, à la face interne, × 50. (Le Testu 8972, type).

des rameaux; elle porte quatre légers bourrelets décurrents de la base des feuilles. Entrenœuds courts à la base, devenant graduellement plus longs. Feuilles opposées ou ternées, charnues, lancéolées, sessiles, connées à la base et en coin aigu au sommet; limbe 5-nervié dès la base, nervure médiane proéminente à la face inférieure (sur le sec); feuilles inférieures mesurant environ 50 × 18 mm, feuilles supérieures et bractéales graduellement plus petites.

Inflorescences en glomérules axillaires, chaque glomérule correspondant à une cyme axillaire très contractée; la nature cymeuse des inflorescences élémentaires apparaît clairement lorsqu'on observe l'ordre d'épanouissement des fleurs; c'est une cyme bipare typique qui devient rapidement irrégulière par oblitération des fleurs devant apparaître du côté de la tige : les fleurs périphériques seules se développent. A l'intérieur de la cyme, les rameaux et les bractées sont réduits á l'extrême; ces bractées, lorsqu'elles existent, ne se développent qu'à la partie externe de la cyme. Il semble évident que l'irrégularité de ces cymes provient de l'avortement des organes les plus proches de la tige, et qu'elle dépend directement de la condensation de l'inflorescence. Ces cymes élémentaires sont groupées en une grappe, à floraison basifuge; l'inflorescence est donc complexe : c'est une grappe (indéfinie) de cymes (définies).

Les fleurs, régulières, tétramères, ne varient pas en fonction de leur position dans la cyme. Calice campanulé long de 4 mm, couvert d'un réseau de nervures anastomosées; 4 lobes triangulaires, ailés sur le dos, longs de 1 mm, à sommet aigu et fine marge hyaline. La face interne du calice porte, à la base, de très petites glandes arrondies, longues d'environ 0,15 mm.

Corolle blanche à préfloraison tordue; tube long de 5 mm, portant 4 fortes côtes correspondant aux nervures médianes des pétales; ces côtes se bifurquent peu au-dessous de la gorge, au niveau d'insertion des étamines, et constituent une armature rigide. Lobes lancéolés aigus, longs de 3,5 mm, généralement enroulés sur un bord, dans le sens de torsion de la préfloraison.

Étamines insérées sur le tube de la corolle, 1 mm au-dessous de la gorge; la base du filet staminal est renflée en une boule prolongée vers le bas par des bourrelets latéraux qui vont se raccorder aux nervures médianes épaissies des pétales. Tandis que ces nervures médianes sont rigides, les renflements staminaux sont remplis d'un tissu lâche et spongieux, probablement gorgé d'eau à l'anthèse. La partie inférieure du bulbe staminal et la zone adjacente de la corolle sont tapissées d'un épiderme finement papilleux, dont il est presque certain qu'il a un rôle glandulaire, en rapport avec une biologie florale entomophile. Le filet staminal, à peu près cylindrique et long de 2 mm, porte une anthère biloculaire, introrse, non apiculée, à déhiscence latérale, fixée dorsalement, á son tiers inférieur.

Pistil 2-carpellé, haut en tout de 8 mm; ovaire un peu aplati latéralement, uniloculaire, à placentas légèrement intrusifs portant de nombreux ovules. Style simple, cylindrique, long de 5 mm environ, terminé par un stigmate bilabié papilleux, exsert.

Le fruit demeure longtemps entouré de la corolle marcescente; c'est une capsule obovoïde, aiguë à la base, un peu aplatie latéralement, à peine plus longue que le calice persistant, et surmontée d'une très petite base de style. La capsule semble rester longtemps charnue, presque grasse, sur le frais (peut-être jusqu'à maturité), et porte quelques veines anastomosées très visibles en herbier. Déhiscence en 2 valves correspondant chacune à un carpelle; les placentas, devenus profondément intrusifs au cours de la maturation, n'atteignent pas le sommet des valves : ils y ménagent une « fenêtre » grossièrement losangique par où s'écoulent les nombreuses graines.

Graines fauves, petites (0,4-0,5 mm), anguleuses, à tégument alvéolé.

Cette espèce croît sur les croupes rocheuses, les inselbergs dénudés qui émergent de la forêt; les conditions écologiques sont très particulières : sol squelettique très mince, d'aspect tourbeux, sur rocher détrempé et suintant fréquemment, en raison des pluies abondantes et bien réparties au cours de l'année, mais pouvant se dessécher et s'échauffer sévèrement si les pluies manquent quelque temps. Ce sont, dans ces pays de grande forêt équatoriale, les très rares biotopes où les plantes bénéficient d'un ensoleillement maximum. Par ses caractères morphologiques et biologiques, notre plante vient se placer dans un lot d'espèces inféodées aux rochers ensoleillés de la zone forestière équatoriale africaine, espèces hygro-héliophiles pouvant cependant supporter une grande aridité momentanée du substrat, à condition que l'humidité atmosphérique demeure importante; plantes éminemment hygrophiles et pourtant parfois presque reviviscentes après les journées sans pluies, charnues (par exemple *Calvoa sp. pl.*, *Impatiens Zenkeri*, *Cyanotis sp.*, *Ilysanthes yaundensis*) ou même grasses (par exemple *Euphorbia kamerunica*) qui participent au peuplement végétal si particulier de ces biotopes écologiquement extrêmes des pays équatoriaux.

NOTES CYPÉROLOGIQUES :
SUR QUELQUES *MAPANIA* Aubl. OUEST-AFRICAINS

par J. Raynal

Les premiers *Mapania* décrits d'Afrique furent, à la fin du XIXe siècle, des espèces d'Afrique Centre-occidentale : Gabon, Cameroun. Ce n'est que plus tard qu'on en décrivit dans le massif forestier occidental de Liberia-Côte d'Ivoire. Si Hutchinson (1) cite de cette région deux espèces nouvelles, *M. comoensis* Chev., *nom. illeg.*, devenu plus tard *M. Baldwinii* Nelmes, et *M. Linderi* Hutch. ex Nelmes, il assimile par contre les autres récoltes aux plantes connues d'Afrique centrale, et cite *M. africana* Böck., *M. dolichostachya* K. Schum., *M. superba* C. B. Cl., *M. Deistelii* K. Schum.

Nelmes (4) devait ajouter à cette liste deux taxa nouveaux, *M. coriandrum* Nelmes et *M. macrantha* var. *minor* Nelmes, sans cependant procéder à une révision du genre. La plupart de ces taxa furent récemment repris par G. Lorougnon (2) sans discussion systématique d'ensemble.

Amené à une telle révision, nous avons étudié un abondant matériel conservé par les principaux herbiers africains d'Europe : Paris, Kew, British Museum, Jardin Royal de Bruxelles, Staatsherbarium de Hambourg. Nous avons constaté que l'identification faite du matériel ouest-africain aux taxa d'Afrique centrale était partiellement inexacte, des différences faibles mais constantes entre les spécimens de Côte d'Ivoire-Liberia et ceux du massif centre-ouest (Nigeria SE, Cameroun, Gabon) justifiant une séparation au niveau subspécifique. Nous créons en conséquence deux sous-espèces occidentales, pour *M. africana* Böck. et *M. macrantha* (Böck.) Pfeiffer. D'autre part nous considérons *M. macrantha* var. *minor* Nelmes comme une bonne espèce, sans affinité particulière d'ailleurs avec *M. macrantha*.

Mapania africana Böckeler subsp. **occidentalis** J. Raynal, *subsp. nov.*

- *M. africana* auct. : Chevalier, Expl. Bot. Afr. Occ. : 707 (1920); Hutchinson in Hutch. et Dalz., Fl. W. Trop. Afr. **2**, 2 : 471 (1936); G. Lorougnon, Contr. Et. Hypol. Côte d'Iv. : 41 (1963), *non* Böckeler.
- *M. dolichostachya* auct. : Hutchinson in Hutch. et Dalz., l. c. : 471 (1936); G. Lorougnon, l. c. : 41 (1963), *non* K. Schum.
- *M. Mangenotiana* G. Lorougnon, Bull. Jard. Bot. Roy. Bruxelles **34** : 297 (1964).

A subspecie typica differt nonnisi foliis late linearibus, multo angustioribus, 16-22 mm, nec 30-40 mm, latis.

Holotypus : Chevalier 19697, Côte d'Ivoire, bassin du Cavally, district de Grabo, collines basaltiques du Mont Copé, alt. 200 m, sur la terre dans les endroits très ombragés de la forêt, 30 et 31 juillet 1907 (P!; isotypus K!).

Cette sous-espèce est remarquable par son étroite localisation à une région chevauchant la frontière Liberia-Côte d'Ivoire, séparée de l'aire de la sous-espèce typique, elle-même peu étendue, par près de 2 000 km.

G. Lorougnon (3), en décrivant *M. Mangenotiana*, n'avait en vue que la description d'un échantillon particulièrement florifère du taxon ivoirien; il le compare aux *M. africana* et *M. dolichostachya*, espèces également représentées, selon lui (2), en Côte d'Ivoire. Il ne fait nulle mention du seul caractère foliaire qui, à notre avis, justifie une séparation d'avec le vrai *M. africana* Böck. Les nombres et longueurs d'épis sur lesquels il distingue ses trois espèces sont des caractères éminemment variables d'un individu à un autre, et ce dans le genre entier. C'est donc par hasard que notre sous-espèce porte déjà un nom, à un rang spécifique qu'elle ne mérite pas. Nous avons donc, en accord avec le Code de Nomenclature, préféré maintenir un nom subspécifique différent (manuscrit dans les herbiers depuis 1963, d'ailleurs) qui permet en outre de proposer un type plus adéquat et mieux représenté que celui de *M. Mangenotiana* Lorougn. (une seule part dans l'herbier d'Abidjan).

Mapania macrantha (Böck.) Pfeiffer subsp. **ivorensis** J. Raynal, *subsp. nov.*

— *M. superba* auct. : Lorougnon, Contr. Et. Hypol. Côte d'Iv. : 43 (1963), *non* C. B. Cl. *nec* Hutch.
— *M. Deistelii* auct. : Hutch. in Hutch. et Dalz., Fl. W. Trop. Afr. **2** : 2 : 471 (1936), *pro parte*, *non* K. Schum.

A subspecie typica differt foliis bracteisque abrupte acuminatis, serrato-scabridis, achaenio paulo minore magis inflato, tuberculis ornato acutioribus, stigmatibus luteo-brunnescentibus.

Holotypus : Lorougnon 1247, Yapo, 6 mars 1960, Côte d'Ivoire (P!).

Cette sous-espèce occupe une aire assez vaste : majeure partie du Liberia, toute la Basse Côte d'Ivoire. Nous l'avons observée *in vivo* à Yapo, au N d'Abidjan : nous avons pu constater que la coloration des glumes florales, donc des têtes inflorescentielles, virait au cours de la floraison du blanc au brun foncé. Nous n'avons pu observer une variation aussi étendue dans les *M. macrantha* subsp. *macrantha* du Sud-Cameroun, dont les inflorescences restent d'un brun plus ou moins foncé; il s'agit peut-être là d'un caractère supplémentaire, mais le petit nombre d'observations ne permet pas de l'affirmer.

Mapania minor (Nelmes) J. Raynal, *stat. nov.*

— *Mapania macrantha* var. *minor* Nelmes, Kew Bull. **6** : 420 (1951); G. Lorougnon, l. c. : 45 (1963).

Divers caractères de ce taxon (longueur des glumes, ornementation de l'akène, taille de la tête inflorescentielle, largeur des feuilles) nous amènent à lui nier toute affinité avec *M. macrantha* (Böck.) Pfeiffer, et à élever au rang spécifique ce qui ne saurait être, de toute manière, une simple variété. Nous pensons qu'elle a des rapports d'affinité avec *M. Soyauxii* (Böck.) K. Schum., d'Afrique centrale, et *M. ferruginea* Ridl., de Sao Tomé.

Ouvrages consultés

1. Hutchinson (J.) et Dalziel (J. M.). Flora of West Tropical Africa, ed. 1, **2**, 2 : 471 (1936).
2. Lorougnon (G.). — Contribution à l'étude des Hypolytrées de Côte d'Ivoire, Thèse 3e cycle Paris (1963).
3. Lorougnon (G.). — Une nouvelle espèce de *Mapania* (Cypéracées) de Côte d'Ivoire, Bull. Jard. Bot. Etat Bruxelles **34** : 297-300 (1964).
4. Nelmes (E.). — Notes on *Cyperaceae* : *Mapania* in Africa, 1 : New Liberian species, Kew Bull. **6** : 419-422 (1951).

INFORMATIONS

Monsieur le Professeur **A. Aubréville** vient d'effectuer un séjour de deux mois à l'Instituto inter americano de ciencias agricolas de Turrialba au Costa Rica.

∴

Nous avons la grande tristesse d'annoncer la disparition récente de deux botanistes de grand renom attachés au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum.

Monsieur **François Pellegrin,** Sous-Directeur honoraire du Laboratoire, Secrétaire général honoraire de la Société Botanique de France, ancien Professeur à l'École Supérieure d'Application d'Agriculture tropicale, spécialiste des Légumineuses et Méliacées et des Flores africaines.

Mademoiselle **Aimée Camus,** fille du célèbre orchidologue et hybridologue E. G. Camus, plusieurs fois lauréate de l'Institut, Associée du Muséum, spécialiste des Orchidées, Fagacées et Graminées.

Une notice sera consacrée dans un des prochains fascicules d'Adansonia à chacun de ces deux réputés botanistes.

∴

Nous avons le regret d'annoncer le décès de Monsieur **N. Y. Sandwith,** de l'herbier de Kew et spécialiste connu des Bignoniacées et des Flores Sud-américaines.

Source : MNHN, Paris

ACHEVÉ D'IMPRIMER LE 22 JUILLET 1965
SUR LES PRESSES DE L'IMPRIMERIE
FIRMIN-DIDOT, MESNIL-SUR-L'ESTRÉE
(EURE)

Dépôt légal : 3e trimestre 1965. — 4084

Source : MNHN, Paris

